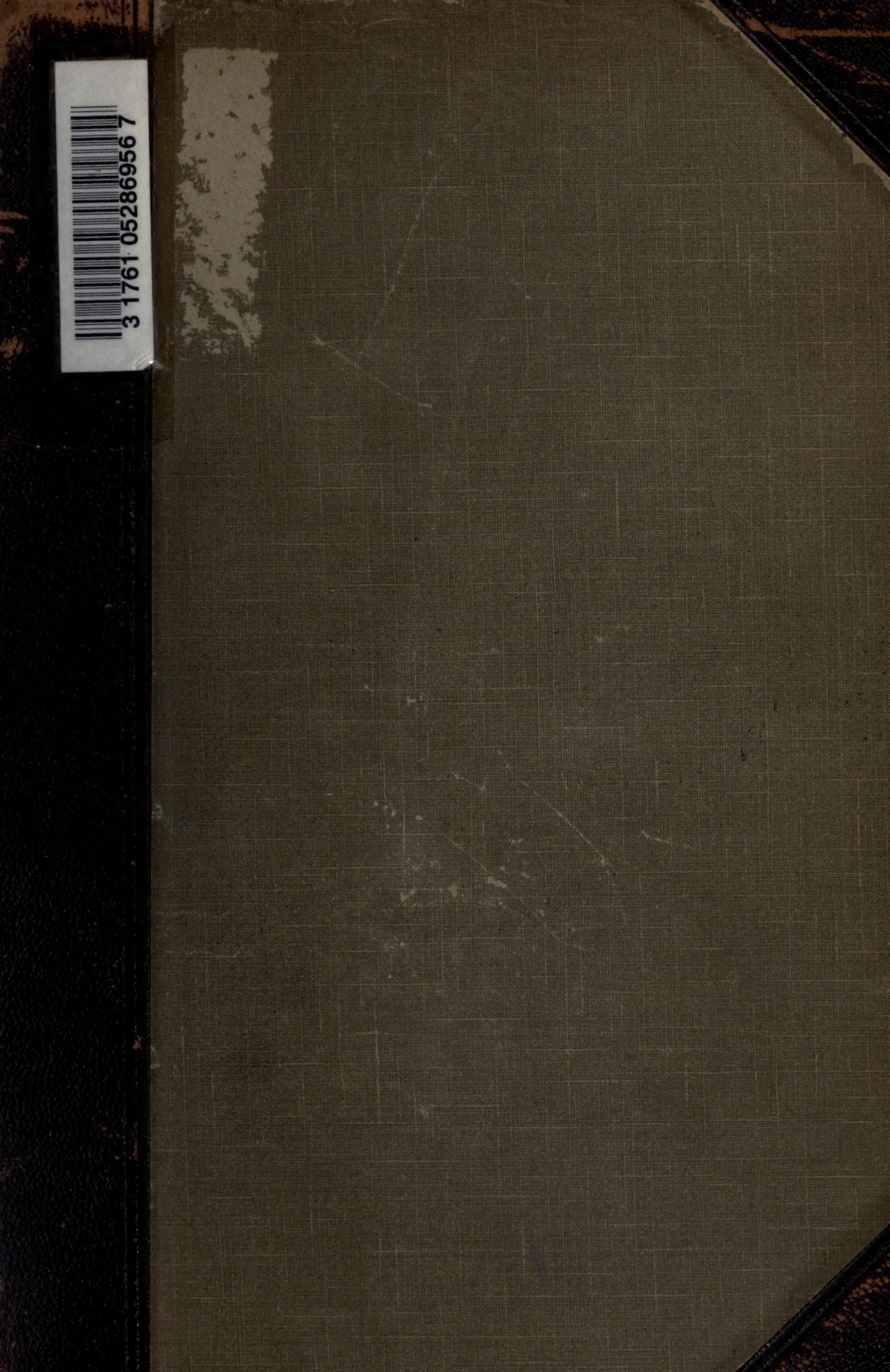
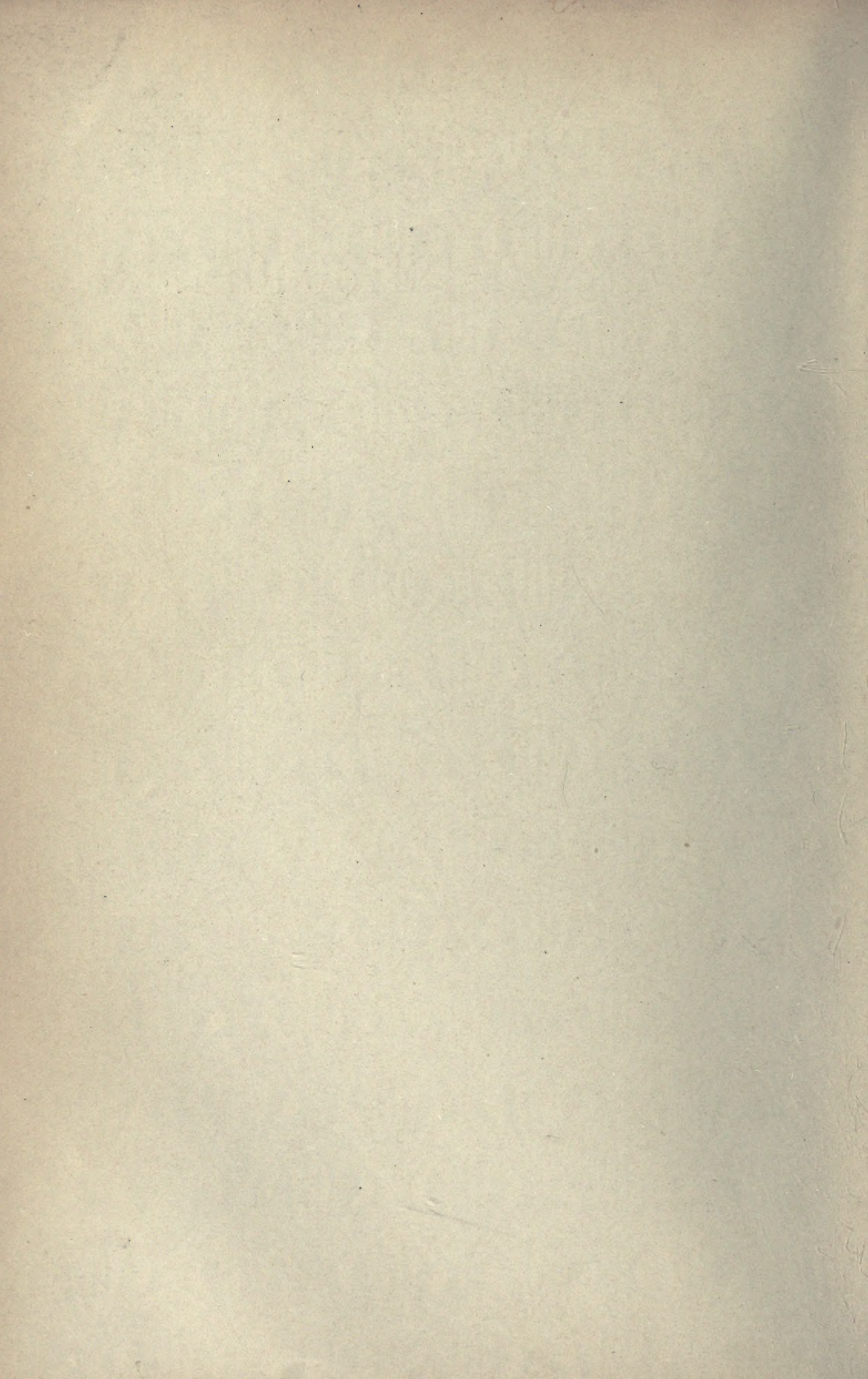

3 1761 05286956 7







HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

IN VIER BÄNDEN

BEARBEITET VON

CHR. BOHR-Kopenhagen, R. du BOIS-REYMOND-Berlin, H. BORUTTAU-Berlin, O. COHNHEIM-Heidelberg, M. CREMER-Cöln, M. v. FREY-Würzburg, F. B. HOFMANN-Innsbruck, J. v. KRIES-Freiburg i. Br., O. LANGENDORFF-Rostock, R. METZNER-Basel, W. NAGEL-Rostock, G. F. NICOLAI-Berlin, K. OPPENHEIMER-Berlin, E. OVERTON-Lund, I. PAWLOW-St. Petersburg, K. L. SCHAEFER-Berlin, F. R. SCHENCK-Marburg, P. SCHULTZ-Berlin, H. SELLHEIM-Tübingen, T. THUNBERG-Lund, R. TIGERSTEDT-Helsingfors, A. TSCHERMAK-Wien, E. WEINLAND-München, O. WEISS-Königsberg, O. ZOTH-Graz

HERAUSGEGEBEN VON

W. NAGEL

IN ROSTOCK

MIT ZAHLREICHEN EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN

VIERTER BAND

PHYSIOLOGIE DES NERVEN- UND MUSKELSYSTEMS

BRAUNSCHWEIG

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN

1909

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

HERAUSGEGEBEN VON

W. NAGEL

IN ROSTOCK

Department of Pharmacology University of Toronto

VIERTER BAND

PHYSIOLOGIE DES NERVEN- UND MUSKELSYSTEMS

BEARBEITET VON

R. DU BOIS-REYMOND-BERLIN,
M. CREMER-CÖLN, M. VON FREY-WÜRZBURG, O. LANGENDORFF-ROSTOCK, W. NAGEL-ROSTOCK, P. SCHULTZ-BERLIN, A. TSCHERMAK-WIEN,
O. WEISS-KÖNIGSBERG

MIT 184 EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN UND 2 TAFELN

BRAUNSCHWEIG
DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN
1909

QP
31
N34
Bd.4

Alle Rechte, namentlich dasjenige der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.



INHALTSVERZEICHNIS.

Die Physiologie des Gehirns.

Von A. Tschermak.

Physiologie des Rücken- und Kopfmarks.

Von O. Langendorff.

Das sympathische Nervensystem.

Von P. Schultz.

Allgemeine Physiologie der quergestreiften Muskeln.

Von M. von Frey.

Allgemeine Physiologie der glatten Muskeln.

Von R. du Bois-Reymond.

Spezielle Bewegungslehre mit Überblick über die Physiologie der Gelenke.

Von R. du Bois-Reymond.

Protoplasmabewegung.

Von Otto Weiss.

Die Flimmerbewegung.

Von Otto Weiss.

Physiologie der Stimmwerkzeuge.

Von W. Nagel.

Die allgemeine Physiologie der Nerven.

Von M. Cremer.

Die Physiologie des Gehirns

von

A. Tschermak.

Erstes Kapitel.

Allgemeine Rolle des Gehirns.

Das Gehirn nimmt unter den Organen des menschlichen Körpers die herrschende Stellung ein als Träger der psychischen Phänomene und als oberste Instanz in der nervösen Regulierung der Lebensvorgänge überhaupt. So erweisen sich das Bewußtsein, Empfinden und Wollen, speziell die Bewegungswillkür, Denken und Gedächtnis an die normale Beschaffenheit des Gehirns geknüpft. Wir betrachten heute die psychischen Erscheinungen als begleitet von bestimmten physischen Vorgängen im Gehirn. Unter Beteiligung der Psyche, also willkürlich, oder auch ohne solche, unwillkürlich, vermag das Gehirn den Lebensprozeß in anderen nervösen wie auch nichtnervösen Organen in verschiedener Richtung zu beeinflussen. Es resultieren so motorische, sekretorische u. a. Ferneffekte, für welche die Hirnprozesse entweder die Erregungsursache, den sogenannten inneren Reiz, oder die spezielle Zustandsbedingung abgeben. Jedes Innervationsverhältnis ist also ein trophisches. Dasselbe äußert sich entweder in einer akuten Störung des Stoffwechselgleichgewichtes (Alterationsinnervation), sei sie „Erregung", z. B. Muskelkontraktion, sei sie „Hemmung", oder in der Erhaltung eines bestimmten Zustandes (tonische Innervation), z. B. eines neurogenen Muskeltonus.

Das Nervensystem, insbesondere das Gehirn, erscheint demnach als ein weitreichender Regulator des doppelsinnigen Stoff- und Kraftwechsels sowie des Formwechsels. Anderseits beeinflussen wiederum die Lebensvorgänge der einzelnen Körperteile, speziell die exogenen Stoffwechselalterationen der Sinnesorgane, die Lebenstätigkeit des Gehirns. Es resultieren Erregungen und Empfindungen auf den verschiedenen Sinnesgebieten; der physische Zustand des Gehirns wie die psychische „Stimmung" wird dadurch mitbestimmt. Zum Teil kommt es weiterhin zu unwillkürlichen Ferneffekten oder Reflexen. Aber auch sonst steht die vom Gehirn auf die einzelnen Organe ausgeübte Aktion dauernd unter der Rückwirkung des Geschehens in den Organen selbst: für diese ist das Gehirn ein Weg des Wechselverkehrs untereinander [1]).

---

[1]) Als umfassende Darstellungen der Physiologie des Gehirns seien genannt: Exner, Physiologie der Großhirnrinde. Hermanns Handb. d. Phys. 2 (2), 189 bis 350, 1879. Exner, Die Funktionen der Großhirnrinde des Menschen. Wien 1881.

Zweites Kapitel.

Erscheinungen bei Fehlen des Großhirns.

A. Beobachtungsmaterial.

In der Absicht, ein Gesamturteil über die Bedeutung des Großhirns zu gewinnen, wie sie aus den Ausfallserscheinungen zu erschließen ist, sowie um die Leistungen der übrigen Hirnteile im isolierten Zustande kennen zu lernen, hat man vielfach die Wegnahme des Großhirns an Tieren ausgeführt. Die Vertreter der einzelnen Wirbeltierklassen weisen übrigens hiernach ein recht verschiedenes Verhalten auf, welches kurz dahin charakterisiert werden kann, daß der Ausfall an Leistungen im allgemeinen mit der Organisationshöhe zunimmt.

Erhebliche Verschiedenheiten bestehen schon innerhalb der Fische [1]). Die Knochenfische zeigen nach reiner Exstirpation des Vorder- oder Großhirns [2]), also bei Intaktbleiben der *Thalami* und *Lobi optici*, dieselbe Beweglichkeit wie ihre unversehrten Genossen: sie unterscheiden selbst Regenwürmer von Bindfadenstücken und bevorzugen noch rote Oblaten gegenüber weißen, ja sie erlangen später eine übernormale Empfindlichkeit für Gesichtseindrücke. (Steiner für *Squalius cephalus* — analoge Andeutungen bereits bei Magendie und Longet.) Nach Abtragung der Decke des Mittelhirns besteht hingegen Blindheit, nach Entfernung des ganzen Vorder- und Mittelhirns ist die Äquilibrierung der Tiere schwer geschädigt, weniger die Lokomotion, welche allerdings nur mehr auf Reizung der Haut hin eintritt. Bei den Knochenfischen ist demnach die Erhaltung des Gleichgewichts in hohem Maße abhängig von der Integrität der Mittelhirnbasis (Steiner).

D. Ferrier, Functions of the brain. I. Ed. 1876, II. Ed. London 1886. Horsley, Structure and functions of the brain and spinal cord. Fullerian lectures. London 1892. Morat, Functions d'innervation. Traité de phys. par Morat et Doyon **2**. Paris 1902. Schäfer, The cerebral cortex. Text-book **2**, 697—782, 1900. (Eine ausgezeichnete Monographie.) Soury u. Richet, Art. Cerveau. Dict. de phys. par Ch. Richet, T. II, p. 547—976, T. III, p. 1—57. Paris 1897, 1898. Soury, Le système nerveux central **2** Vol., Paris 1899. (Umfassendstes Werk.) Stefani, Fisiologia del encefalo. Milano 1886. Volkmann, Art. Gehirn in Wagners Handwörterb. d. Physiol. **1**, 563 bis 597. Braunschweig 1844.

[1]) Baudelot, Ann. d. sc. nat. 1864, I., p. 105. A. Bickel, Pflügers Arch. **65**, 231, 1892 (Aal, Amphioxus) und **68**, 110, 1893 (Aal). Ferrier, Functions of the brain I. Ed. 1876, II. Ed. 1886. Übers. von Obersteiner, Braunschweig 1879. Flourens, Recherches exp. 1824, II. Ed. 1842, p. 683. J. Loeb, Pflügers Arch. **50**, 66, 1891. Renzi, Ann. univ. di med. **186**, 141. Steiner, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1886, S. 5 und Die Funktionen des Zentralnervensystems. II. Die Fische, Braunschweig 1888. Vulpian, Leçons, p. 684, 1866 und Compt. rend. **102**, 1526 und **103**, 620, 1886 (Karpfen). — [2]) Es sei daran erinnert, daß der Hirnmantel (Pallium) bei den Knochenfischen nur ein über die basalen Gebilde gespanntes Zelt darstellt. Eine Hirnrinde mit Nervenzellen fehlt fast allen Fischen und Amphibien, erst bei den Reptilien findet sich eine deutliche Vorderhirnrinde mit Stabkranzfasern. Bei den Vögeln sind zwar die Stammganglien im Verhältnis maximal entwickelt, ein wesentlicher Fortschritt in der Ausbildung der Rinde findet jedoch erst bei den Säugern statt. (Edinger, Unters. über die vergl. Anat. des Gehirns. I. bis V., Frankfurt 1888 bis 1903.)

Im Gegensatze zu den Knochenfischen verfallen die Haifische nach Zerstörung des Vorderhirns oder zugleich auch des Zwischenhirns in Bewegungslosigkeit, solange eine äußere Anregung zu Bewegungen fehlt, die dann aber in normaler Weise ausgeführt werden; auch nehmen die Tiere keine Nahrung mehr auf. Dieses Verhalten ist eine Folge der Mitentfernung der *Lobi olfactorii*, deren beiderseitige Abtrennung dieselbe Wirkung hat (Steiner). Entfernung des Mittelhirns hat analoge Effekte wie bei den Knochenfischen. — Beim Amphioxus[1]) machen alle Schnittstücke auf Reizung dieselben Fluchtbewegungen, wobei das Kopfende vorangeht und das Gleichgewicht erhalten bleibt (Haeckel, Steiner).

Am ältesten und eingehendsten sind die Beobachtungen am Frosche[2]), der als Repräsentant der Amphibien geschildert sei. Nach Abtragung des Großhirns unter Schonung des Zwischenhirns (Thalamus) zeigt das Tier zu Anfang und häufig bis zu seinem Tode folgende Erscheinungen. Der großhirnlose Frosch führt keine spontane Ortsbewegung aus, macht jedoch regelmäßige Atembewegungen. Er verharrt in Hockstellung, ohne Nahrung aufzunehmen. Doch vermag er noch sein Gleichgewicht zu erhalten: auf den Rücken gelegt, kehrt er sich um und nimmt wieder die normale Hockstellung ein, auf ein Brett gesetzt, richtet er sich mit dem Kopf nach oben, wenn dieser Körperteil durch Drehung und Neigung des Brettes zunächst nach unten zu liegen kommt. Bei starker Neigung der Unterlage klettert er gar empor (Balanciersuch von Goltz); auch auf der Drehscheibe zeigt er noch normale Reaktion, d. h. mit dem Gesicht nach der Peripherie gerichtet, wendet er den Kopf gegen den Sinn der Drehung eventuell bis zur Kreisbewegung, nach Aufhören der Drehung gemäß dem Sinne derselben. Drücken der Zehen beantwortet der Frosch mit einem oder mehreren Sprüngen: ist er einmal in Bewegung gekommen, so flüchtet er weiter, wenn man ihn zu ergreifen sucht. Dabei weicht er Hindernissen aus (Desmoulins) oder springt über dieselben hinweg (Goltz, Steiner); zweifellos verwertet er optische Eindrücke (Blaschko, H. Munk, Steiner). Ins Wasser gesetzt beginnt der Frosch zu schwimmen (Vulpian), sucht aber schleunigst daraus zu entfliehen und an das Ufer zu

---

[1]) Haeckel, Jen. Zeitschr. f. N.-W. **14**, 141, Suppl. 1881. Traube-Mengarini, Arch. f. Physiol. 1884, S. 553. Danilewsky, Pflügers Arch. **52**, 393, 1892, siehe auch Steiner, Bickel. — [2]) Blaschko, Sehzentrum der Frösche. D. J. Berlin 1880; vgl. auch H. Munk, G. M. **15**, 280, 1889. Cayrade, Journal de l'anat. et de la phys. 1868, p. 346. Magendie et Desmoulins, Anatomie des systèmes nerveux, p. 626, 1825 und Magendie, Leçons. 1839. Eckhard, Hermanns Handb. **2**, (2), 117, 1879 und Beiträge X, S. 67, 1883. Ferrier, l. c. § 17. Flourens, l. c. II. Ed., p. 35 u. 51. Goltz, Nervenzentren des Frosches, S. 52 ff., 1869; Pflügers Arch. **13**, 25, 1876; **20**, 14, 1879 und Verrichtungen des Großhirns, Ges. Abh. 1881. Kramsztück, Arb. a. d. phys. Inst. Warschau 1873, II, S. 99. Langendorff, Arch. f. Physiol. 1877, S. 96, 435. Longet, Anat. u. Physiol. des Nervensystems, Übers. v. Hein, 1847. Luchsinger, Pflügers Arch. **34**, 289, 1884. Onimus, Journ. de l'anat. et de la phys. 1870, p. 633. Paton, Edinb. Med. Journal **66**, 251, 1846. Renzi, Ann. univ. di med. **186**, 146, 1863; **187**, 56, 1864. Schépiloff, Recherches sur les nerfs et sur les fonctions du cerveau chez les grenouilles, Paris 1897. Schrader, Pflügers Arch. **41**, 75, 1888; Deutsch. med. Wochenschr. Nr. 15, 1890. Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems. I. Froschhirn. Braunschweig 1885. Vulpian, l. c., p. 681; siehe auch Bickel.

springen (Steiner). Besonders charakteristisch ist der Paton-Goltzsche Quakreflex, welcher auf Streichen der Rückenhaut oder Anfassen unterhalb der vorderen Extremitäten mit maschinenmäßiger Regelmäßigkeit eintritt [1]). Überhaupt erweist sich die Reflexerregbarkeit am großhirnlosen Frosch als gesteigert, gleichgültig, ob die Abtrennung im Zwischenhirn oder im Mittelhirn erfolgt. (Langendorff). Speziell überdauert bei enthirnten Tieren der tonische Reflex (Katzenbuckelstellung auf gestreckten Extremitäten bei Drücken der Flanken) den Reiz weit länger (bis zu einer Stunde) als bei normalen (Verworn [2]).

Die geschilderten Ausfallserscheinungen können jedoch, wie Schrader entgegen den früheren Beobachtungen gezeigt hat, in günstigen Fällen allmählich schwinden. Die Frösche ohne Großhirn erlangen dann wieder anscheinend spontane Beweglichkeit, wechseln zwischen Land- und Wasseraufenthalt, schwimmen im Wasser, ernähren sich selbständig durch Fangen von Fliegen oder Regenwürmern und überwintern wie normale Tiere.

Hingegen bedingt Mitwegnahme der Thalami nicht bloß anfangs, sondern auch dauernd erhebliche Störungen. Das Tier versinkt im allgemeinen in anhaltende Regungslosigkeit, atmet aber regelmäßig. Der Balancierversuch fällt definitiv, der Versuch auf der Drehscheibe nur zu Anfang negativ aus, der Quakreflex besteht fort. Durch Reize zur Lokomotion gebracht, weicht der Frosch ohne Großhirn und Zwischenhirn noch Hindernissen aus, solange die *Nervi optici* geschont sind (Kramsztück, Blaschko, Steiner) — allerdings vermeiden die Frösche auch nach beiderseitiger Blendung Hindernisse oft in staunenswerter Weise (Spode). Ins Wasser gesetzt, macht das Tier normale Schwimmbewegungen, versinkt aber zu Anfang unter Ausstoßen von Luft, später vermag es jedoch die Oberfläche wieder zu erreichen. Auch kann die bereits zwei Stunden nach der Operation in Dunkelbraun verwandelte Hautfarbe (Steiner) schließlich wieder normal werden (Schrader). — Die des ganzen Gehirns beraubten Tiere, welche also nur noch über die *Medulla oblongata* (bis zur oberen Grenze des vierten Ventrikels) verfügen, zeigen im Gegensatze zu dem eben beschriebenen, regungslosen Tier mit Mittelhirn keine sorgfältige Hockstellung mehr, hingegen einen merkwürdigen Bewegungsdrang (von Schrader durch drei bis vier Monate beobachtet). Sie kriechen koordiniert herum, bis sie auf ein Hindernis stoßen (Kramsztück, Schrader); ja sie überklettern in den Ecken ihres Gefäßes eine senkrechte, 18 cm hohe Blechwand, tappen aber auf deren Kante ins Leere. Im Gegensatze zum Verhalten bei erhaltenem Mittelhirn erfolgt nun prompte Reaktion auf der Drehscheibe (Luchsinger). Gelegentlich wird auf Reiz ein normaler Sprung ausgeführt, das Schwimmen geschieht jedoch „pudelnd". Das koordinierte Schwimmen und Quaken erscheint nach Steiner an die Basis des Mittelhirns, die optischen Reaktionen an dessen Decke bzw. die Zweihügel geknüpft; bei Schonung des hintersten Drittels vom Mittelhirn tritt auf Reiz hin Gehen nach rückwärts ein. — Nach Entfernung des vorderen Anteiles der Medulla ist der Umklammerungsreflex auf Reizung der Brusthaut lebhaft; auch kommen

[1]) Derselbe tritt bereits nach Durchtrennung beider *Nervi optici* ein (Langendorff, l. c., bestätigt von Boetticher, Preyers Sammlung physiol. Abh. II. R. 3. H. und von Spode, Arch. f. Physiol. 1879, S. 113), ebenso nach Zerstörung beider Gehörorgane. — [2]) Pflügers Arch. **65**, 63, 1897.

die Tiere noch zum Atmen an die Wasseroberfläche und machen bei Anwärmen des Bades deutliche Bewegungen. Mit der Abtragung bis an den Beginn des vierten Ventrikels hört zunächst die Atmung auf, auch die Lokomotion und Koordination der Bewegungen fällt anfangs ganz aus; doch wird, wie Dauerbeobachtung lehrt, ein geordneter Ortswechsel wieder möglich (Schrader).

Ähnlich sind die Erscheinungen bei Reptilien[1]). An länger überlebenden Nattern ohne Großhirn konstatierte Schrader geschickte Beweglichkeit, jedoch Fehlen von Äußerungen der Furcht, wie sie das normale Tier darbietet. — Die Eidechse (*Lacerta viridis* — Steiner) verharrt nach Abtragung des Vorderhirns in Ruhe, selbst bei Annäherung der Hand, während das unversehrte Tier schleunigst entflieht. Durch Berührung oder Besonnung zum Gehen gebracht, klettert sie geschickt umher, z. B. auf einem Gitter und weicht Hindernissen aus, solange ihr nicht die Augen künstlich verschlossen werden, nimmt aber spontan keine Nahrung auf. Der Verlust der spontanen Bewegungen scheint nur an die Zerstörung der hinteren Abteilung der Hirnbasis geknüpft zu sein. — Ähnlich ist das Verhalten nach Abtragung auch des Zwischenhirns bzw. des bei diesem Tiere schon stark entwickelten Thalamus. Nach Wegnahme der Decke des Mittelhirns tritt nicht wie bei Fisch und Frosch völlige Erblindung ein, doch scheint das Tier die Gegenstände nicht mehr zu erkennen. Verlust auch des ganzen Mittelhirns fügt zum Ausfall der spontanen Bewegung noch völlige Blindheit; auf Reizung tritt ganz korrekte Vorwärtsbewegung, nach Abtragung bloß der vorderen Hälfte des Mittelhirns Rückwärtsbewegung ein. An Schildkröten beschrieb Fano Verlust (nach Bickel bloße Reduktion) der spontanen Bewegungen und Vermeidung von Hindernissen nach reiner Großhirnabtragung, hingegen nur automatische Gangbewegung (durch sensible Reize hemmbar), wenn zugleich die *Lobi optici* entfernt waren. Exstirpation des Mittelhirns macht die Bewegungen des Rumpfes schwankend, die der Extremitäten unsicher und ataktisch.

Zahlreicher sind die Untersuchungen über das Verhalten nach Verlust des Großhirns und seiner Ganglien an Vögeln[2]), speziell an Tauben, welche bereits von Rolando, Flourens, Longet, Vulpian diesem Experiment unterworfen wurden. Die Taube zeigt unmittelbar nach Exstirpation beider Hemi-

---

[1]) A. Bickel, Arch. f. Physiol. 1901, S. 52 u. 496. Fano, Arch. ital. de biol. **3**, 365, 1883; Saggio sperim. nella testuggine. Firenze 1884; Sul nodo deambulatorio bulbare. Genova 1885; Arch. f. Phys. 1901, S. 495. Luchsinger, Pflügers Arch. **27**, 190, 1882. Schrader, Arch. f. exp. Path. **29**, 55, 1891. Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems. IV. Reptilien. Braunschweig 1900. — [2]) W. Bechterew, Arch. f. Physiol. 1890, S. 489 und 1899, S. 391, Suppl. Boeck und le Boeuf, Bull. Soc. de Méd. ment. Belg. 1890. Fasola, Riv. sperim. **15**, 229 u. 317, 1889; H. Munks Kritik G. M. **12**, 179, 215. F. Jolyet, Compt. rend. de la soc. d. biol. 1902, p. 878. McKendrick, Recent researches on the nervous system. Edinburgh 1874; Proc. R. Soc. of E. 1873. Lussana et Lemoigne, Fisiologia dei centri nervosi. Padua 1871. H. Munk, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1883, S. 793 (G. M. **12**) und G. M. **15** (1889), S. 278; Vgl. Magendie, Longet, Vulpian, Renzi, Goltz, Eckhard, l. c. Ch. Richet, Bull. de la soc. de Psychol. phys. 1887, p. 41. Rolando, Struttura del cervello. Sassari 1809, Turin 1828. Schrader, Pflügers Arch. **44**, 175, 1888; Arch. f. exp. Pathologie **29**, 55, 1891. Stefani, Riv. clinica 1880. Treves und Aggazzotti, Phys.-Kongr. zu Turin 1901 — Zentralbl. f. Physiol. **15**, 498. Voit, Sitzungsber. d. bayer. Akad. II, S. 105, 1868; vgl. Bischoff, ebenda I, 1863.

sphären und meist noch längere Zeit hindurch, ja eventuell bis zum Tode folgende Erscheinungen. Sie erhält sich auf den Beinen, freilich oft etwas breitspurig, den Hals eingezogen und die Augen meist geschlossen. Auf den Rücken gelegt, gewinnt sie diese Stellung wieder — ebenso nach Ausführung geordneter Flugbewegungen, wenn sie in die Luft geworfen wurde. Auf eine runde Stange gesetzt, erhält sie sich beim Drehen derselben durch Standwechsel ihrer Beine, sowie durch Schlagen mit den Flügeln im Gleichgewicht. Ebenso, wenn man sie an den Rand eines Tisches bringt. Auf Hautreize, auf Annähern eines Lichtes an das Auge, auf Zusammenschlagen der Hände flüchtet sie (Wiederkehr der Reaktion auf Schall nach anfänglichem Schwinden, speziell Bechterew) und weicht dabei Hindernissen aus. Das Tier vermag nicht sich selbst zu ernähren, eine in den Schnabel gesteckte Erbse entfällt ihm; erst auf Einschieben derselben in den Schlund erfolgt der Schlingreflex. Sich selbst überlassen, verharrt die hirnlose Taube meist regungslos wie im Schlafe, nur hier und da schüttelt sie sich ohne erkennbare äußere Veranlassung oder putzt ihr Gefieder mit dem Schnabel oder macht ein paar Schritte vorwärts. Diese Reste von Spontaneität und die Reaktionen auf Gesichtseindrücke sind viel erheblicher, wenn die *Lobi* und *Nervi optici* sorgfältig geschont wurden.

In günstigen Fällen schwindet der geschilderte Zustand schlafartiger Betäubung nach kürzerer oder längerer Zeit. Mitunter wird er selbst bei Tauben völlig vermißt (Schrader), während er bei anderen Vögeln, z. B. Enten, überhaupt fehlt. An diesen wie auch an Fischen und Reptilien konstatierten schon Magendie und Longet nach Verlust der Hemisphären weitgehende, aber maschinenmäßige Beweglichkeit (das Tier findet den Ausweg aus der Zimmerecke nicht, Richet) und Erhaltenbleiben der „Sinneswahrnehmungen". — Längere Zeit überlebende großhirnlose Tauben sah Voit kontinuierlich umhergehen, zeitweilig fliegen und bei Tageslicht Hindernisse vermeiden (ebenso Fasola). Dieselbe Beobachtung machte Schrader schon am dritten oder vierten Tage nach der Operation, mitunter selbst gleich nachher; Stefanis Tauben (ähnlich Jolyet) unternahmen nach drei Monaten Flugversuche. Die Bewegungen erwiesen sich als leicht hemmbar, die Gleichgewichtsregulierung als exakt (aber hochgradige Störungen nach Abziehen der Fußhaut, ebenso bei Fröschen — Bechterew). Die Tiere vermochten sogar beim Auffliegen unter richtiger Distanzbewertung eine Stütze zu erreichen. (H. Munk fand hingegen dauernde optische Reaktionslosigkeit und bezieht die gegenteiligen Ergebnisse anderer auf Zurückbleiben funktionsfähiger Großhirnreste.) Doch verfielen die Tauben bald fortschreitender Abmagerung und Schwäche trotz künstlicher Fütterung, welche dauernd notwendig war. Das spontane Aufnehmen von Nahrung ist nach Schrader an das Frontalhirn, nach Stefani an den Thalamus geknüpft; der letztere sah hemisphärenlose Tauben nach nach Körnern picken. — Die CO_2-Ausscheidung der Tiere ist nicht geändert[1]). Beim Hungern verlieren sie jedoch viel langsamer an Gewicht (in sechs Tagen 14,5 Proz. gegen 24,6 Proz. der normalen Kontroll-

[1]) Corin und van Beneden, Arch. de biol. 7, 266, 1887; bestätigt am großhirnlosen Frosche von Newell Martin u. J. Friedenwald, Stud. Biol. Labor. Baltimore 4, 221, 1889.

tiere) und scheiden viel weniger Stickstoff aus (0,16 gegen 0,46 auf 100 g Körpergewicht — Belmondo, Valenti[1]). Der Verlust der Hemisphären soll ferner nach E. S. London, sowie Salvioli und Spongaro[2]) die Empfindlichkeit gegen Milzbrandinfektion steigern. — Selbst großhirnlose Tauben sind noch der Dressur fähig (Treves und Aggazzotti). Bei Eulen und Falken, denen die Füße auch zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung dienen, sind die motorischen Störungen nach Großhirnabtragung viel erheblicher als bei Tauben. Doch vermochten die Tiere noch Mäuse unter Geschrei zu fangen, verzehrten sie jedoch nicht (Schrader).

Unter den Säugetieren[3]) sind Kaninchen, Meerschweinchen und Hund genauer auf ihr Verhalten nach Abtragung des Großhirns untersucht. Bei den genannten Tieren, ebenso beim Affen tritt, wie Sherrington (vgl. auch Löwenthal und Horsley) gezeigt hat, unmittelbar nach Wegnahme des Großhirns oder nach Durchschneidung der Hirnschenkel (nach Abtragung einer Hemisphäre hauptsächlich auf derselben Seite) ein langandauernder Spasmus ganz bestimmter Muskelgruppen ein (decerebrate rigidity[4]). Es werden davon die Strecker an Kopf, Schwanz, Ober- und Unterarm, Hüfte und Knie betroffen, und zwar die hintere Extremität weniger stark als die vordere: es resultiert Opisthotonus, Zurückbeugung des Nackens, Extension der Glieder. Diese an jungen Katzen vier Tage lang dauernde, anfangs gleichmäßige, später zuweilen zitterige Kontraktur läßt sich nach ihrem Nachlassen durch passive Bewegungen wieder hervorrufen; in tiefer Narkose schwindet sie temporär. Die reflektorisch ausgelösten Bewegungen zeigen einen tonisch-kataleptischen Charakter (15 bis 20′ Nachdauer): so erfolgt nach Eintauchen der Pfote in heißes Wasser tonische Kontraktion der Beugemuskeln.

Nach einiger Zeit sind jedoch die Spasmen völlig geschwunden, und die des Großhirns (inklusive oder exklusive *Corpora striata*) beraubten Kaninchen zeigen nunmehr normale Haltung, zuweilen anscheinend spontane Bewegungen, z. B. Putzen der Schnauze (Vulpian, Schiff, Christiani), allerdings gesteigerte Reflexerregbarkeit (Nothnagel); auf Festhalten suchen die Tiere

---

[1]) Riv. di patol. nerv. 1896 und Arch. ital. de biol. **25**, 481, 1896; Arch. di Farm. sperim. **2**, 127, 1904; vgl. auch J. Soury, Les fonctions du cerveau et les échanges organiques. Ann. méd. psych. **8**, 427, 1898. — [2]) Zentralbl. f. allg. Path. **9**, 220, 1898 und Arch. des sc. biol. **7**, 177, 1899; Virch. Arch. **155** (1899); vgl. die Kritik dieser Versuche bei G. Sobernheim, Der Milzbrand, Handb. der pathog. Mikroorganismen **2**, 6. u. 7. Lief., S. 45. Jena 1902. — [3]) Bechterew, Virch. Arch. **110**, 102 u. 322, 1887. Anatomische Untersuchung am großhirnlosen Hunde von Goltz bei Edinger, Verh. d. Kongr. f. inn. Med. **12** (1893) und Holmes, Journ. of Physiol. **27**, 1, 1901; vgl. ebenda **4**, 23, 1882. Christiani, Sitzungsbericht d. Berl. Akad. 1881, S. 223; Deutsch. med. Wochenschr. 1881, S. 302; Arch. f. Physiol. 1884, S. 465; Zur Physiol. d. Gehirns. Berlin 1885 (H. Munks Kritik G. M. **13**, 1884). Goltz, Pflügers Arch. (2), **14**, 412, 1876; ebenda (6), **42**, 419; ebenda (7), **51**, 570, 1892, sowie Neurol. Zentralbl. 1893, S. 327; vgl. auch H. Munk, Arch. f. Physiol. 1894, S. 355. — J. Gaule, Korrespondenzbl. f. Schweizer Ärzte **20**, 319, 1890. — Gudden, Allg. Zeitschr. f. Psychiat. **42**, 487, 1886; Ges. Abh. 1889, S. 205 (H. Munks Kritik G. M. **15**, 288). Löwenthal u. Horsley, P. R. S. **61**, 20, 1897. Longet, l. c. Nothnagel, Virch. Arch. **57**, 184 u. 206. Roth, Dentalexostose einer Ziege. Inauguraldiss., Zürich 1888. M. Schiff, Lehrbuch **1**, 331. Lahr 1858. Sherrington, P. R. S. **60**, 414, 1896; Journ. of Physiol. **22**, 319, 1897; Philos. Trans. 1897. Vulpian, l. c. — [4]) Über die Natur dieses Zustandes siehe Kap. III, 4; bezüglich der „decerebellate rigidity“ Kap. VIII.

zu entfliehen, dabei Hindernissen ausweichend (Christiani, Gudden — nach H. Munk hingegen besteht Blindheit). Verlust auch der Sehhügel beschränkt die dann nicht mehr koordinierten Bewegungen sehr und macht speziell die Lokomotion nach vorn unmöglich. Schnitt hinter den Vierhügeln ergibt enorme Steigerung der Reflexerregbarkeit (Christiani). — Neugeborene Katzen und Kaninchen zeigen nach Großhirnexstirpation Idiotie, aber keine Bewegungs- oder Reaktionsstörung (Gudden). Berühmt sind die Versuche von Goltz, welcher drei Hunden schrittweise fast das ganze Großhirn entfernte. Es waren zwar selbst in dem gelungensten Falle Teile beider Streifen- und Sehhügel sowie der *Uncus* beider Schläfenlappen erhalten geblieben, doch waren diese Reste atrophisch, braunverfärbt und erweicht. Das betreffende Tier wurde 18 Monate nach der Schlußoperation getötet, die beiden anderen nach 51 und 92 Tagen.

Der Hund ohne Großhirn ging tagsüber rastlos und mit ziemlicher Sicherheit umher, mitunter Reitbahnbewegungen ausführend und auf glattem Boden leicht ausgleitend. Nachts schlief er in normaler Lage und war durch stärkere Reize zu wecken. Allmählich verloren seine Bewegungen an Sicherheit und Kraft: es trat, wie durchweg bei Hunden und Vögeln nach ausgedehnten Hirnverletzungen, trotz überreicher Ernährung fortschreitende Abmagerung und Schwäche des Hinterkörpers ein. Das Tier reagierte, jedoch im allgemeinen abgestumpft, mit Strampeln, Knurren, Bellen oder Beißen auf Druck- und Temperaturreize, allerdings ohne den Ort der Belästigung zu finden. Ebenso auf akustische Eindrücke, am wenigsten auf Lichtreize, und zwar durch Pupillenkontraktion und Lidschluß, eventuell auch durch Abwenden des Kopfes. Der großhirnlose Hund erhielt sein Gleichgewicht selbst unter schwierigen Verhältnissen wie bei Senken der Unterstützungsfläche der Vorderbeine (Falltürversuch), bei erzwungener Bewegung auf drei Beinen. Er widerstrebt und korrigiert, wenn man seinen Pfoten abnorme Stellungen gibt, z. B. Herabhängenlassen an der Tischkante, Aufsetzen der Pfote auf den Fußrücken.

Zu Anfang mußte das Tier künstlich gefüttert werden. Sechs Wochen später traten nach längerem Hungern spontan Leck- und Kaubewegungen ein, bei Vorhalten einer Schüssel Milch begann der Hund zu trinken. Auch Fleisch ergriff und kaute er geschickt, sobald es seine Schnauze berührte. Hingegen war er unfähig, die Nahrung selbständig aufzusuchen, z. B. auf die Nase gestrichene Butter abzulecken. (Das Vermögen der Nahrungsaufnahme sowie das Fortbestehen des Gebrauches der Stimme war vor Goltz für großhirnlose Säugetiere bestritten worden.) Reaktionen auf Geruchsreize waren fraglich, sicher aber solche auf Geschmacksreize (Chinin, Koloquinten), wie sie bereits Schiff an einem enthirnten neugeborenen Hunde beobachtet hatte. Kot- und Harnentleerung erfolgten in typischer Stellung. Es waren ferner die von Goltz bei Hunden mit verstümmeltem Großhirn beschriebenen, sonderbaren Reflexbewegungen zu beobachten: Schütteln bei Berührung der Rückenhaut, Gähnen bei Streicheln der Kinnhaut. Die Schlafdauer war verkürzt, die Regulierung der Temperatur unvollkommen. Zu der nur anfangs möglichen Erhaltung des Körpergewichtes war schon wegen der übernormalen Muskeltätigkeit eine sehr große Nahrungsmenge nötig.

Gegenüber Streicheln und Locken wie Erschrecken ist der Hund ohne Großhirn völlig apathisch. Er bleibt ohne jeden Ausdruck der Freude, er scheint tief blödsinnig. Es fehlen alle Äußerungen, „aus welchen wir auf Verstand, Gedächtnis, Überlegung und Intelligenz des Tieres schließen“, z. B. Erkennen von Personen, methodisches Ablecken seines Körpers, Benutzen der Vorderpfoten zum Festhalten der Nahrung. Vielmehr sträubt sich das Tier stets heftig, wenn man es aus dem Käfig nimmt, um es zu füttern. Doch spricht ihm Goltz nach bezüglichen Ausdrucksbewegungen Empfindungen wie Hunger, Durst, Befriedigung nach der Fütterung, Unlust, Ärger zu; sonst könne man das Tier jedoch als tief blödsinnig, ohne jedes Vermögen, Erfahrungen zu erwerben und methodisch zu handeln, kurz als eine komplizierte Reflexmaschine betrachten.

Die Ausbildung der Ortsbewegungen war nach der letzten Operation eine sehr rasche, in den anderen Erscheinungen war der Fortschritt bis zum stationären Optimum ein allmählicher. Nach ausgedehnter doppelseitiger Läsion mittels Wegspülens hatte Goltz bereits früher[1]) Wiederkehr von Beweglichkeit und Kraft, ebenso der Geruchs- und Gehörsreaktionen erhalten, doch blieben die Bewegungen beeinträchtigt (Ausgleiten, Unbeholfenheit) und die Hautempfindlichkeit gestört, ein Sehvermögen kaum nachweisbar. In weiteren Versuchen fand er „keinen Sinn völlig verloren".

Goltz vermutet, daß bei intakten Sehhügeln wohl noch höhere Leistungen zu erwarten gewesen wären. Solange die Thalami intakt sind, bestehen bei großhirnlosen Hunden (und Vögeln) die Affektreaktionen an Stimme und Mimik noch fort. — Gewisse Veränderungen der Motilität cerebralen Ursprungs (z. B. Verstärkung der Krämpfe auf der Gegenseite nach einseitiger Exstirpation der Extremitätenregion bei einem choreatischen Hunde) dauern nach, wenn auch das Gehirn abgetragen ist (Tissot und Contejean[2]): dieses bereits von R. Dubois[3]) an der Ente beobachtete Verhalten weist auf eine dauernde Veränderung des Rückenmarks hin.

Auch der Ochsen mit sogenannt versteinertem, d. h. durch eine Knochengeschwulst zerstörtem Großhirn sei gedacht; sie fraßen spontan Gras, manche davon waren auffallend mager (Roth).

An menschlichen Mißbildungen ohne Großhirn wurden wiederholt koordinierte Bewegungen auf Haut- und Temperaturreize festgestellt. Speziell beschrieben solche Vaschide und Vurpas[4]) an einem Anencephalus von 2,6 kg ohne Großhirn und Kleinhirn, welcher auch zu saugen, zu schlucken und Harn zu entleeren vermochte. Die Herzaktion war beschleunigt, die Atmung sehr verlangsamt (9), die Eigenwärme auf 28° C herabgesetzt. Einen ganz analogen Befund bot ein hemicephalischer Neugeborener dar, welchen M. Sternberg u. Latzko[5]) während seiner drei Lebenstage beobachteten. Obwohl die Medulla nur bis zum *Locus caeruleus* entwickelt und von den zentralen Hirnteilen sowie vom Kleinhirn nur Rudimente vorhanden waren, vermochte das Kind kräftig zu schreien, reagierte auf Einführung des Fingers in den Mund mit Saugbewegungen, sowie auf Geschmacksreize. Der Saugakt, die Beruhigung des Schreiens durch Saugen, Unlustreaktionen und mimische Reflexe, ebenso die Greifbewegungen der Hände vollzogen sich in normaler Weise. Die Rektaltemperatur betrug 34,8° C.

Bezüglich des Verhaltens der Wirbellosen[6]) nach Verlust des Gehirns sei hier nur an folgendes erinnert. Bei den Crustaceen, nicht so bei den Insekten, Myriopoden und Würmern (exkl. Distomeen), vernichtet Entfernung des Dorsal- oder Gehirnganglions die Lokomotion ohne Lähmung. Die Cephalopoden vollziehen

---

[1]) Pflügers Arch. (2), **14**, 412, 1876; ebenda (4), **26**, 1, 1881; vgl. auch Luciani und Seppilli, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde. Übers. Leipzig 1886. — [2]) Compt. rend. de la soc. de biol. 1895, p. 522. — [3]) Ebenda 1886. — [4]) Compt. rend. de l'acad. fr. **132**, 641 und **133**, 116, 1901. — [5]) D. Z. f. N. H. K. **24**, 209, 1903; vgl. Grawitz, Deutsch. med. Wochenschr. 1891, S. 146. — [6]) Übersicht der bisherigen Ergebnisse bei Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems. III. Wirbellose, Braunschweig 1898, S. 4 bis 33; vgl. auch J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie. Leipzig 1899; speziell: B. Friedländer, Pflügers Arch. **58**, 168, 1894 (Regenwurm); M. Pompilian, Compt. rend. de la soc. de biol. 1899, p. 574 (Blutegel); A. Bethe, Pflügers Arch. **68**, 449, 1897 (Arthropoden); Dubois, Compt. rend. de la soc. de biol. 1885, p. 642.

nach dieser Operation nicht mehr spontan Ortsveränderung oder Nahrungsaufnahme.

Andererseits zeigt das abgetrennte Großhirn von Kaltblütern (einschließlich Hirnstamm) durch längere Zeit noch komplizierte Reaktionen auf Reizung. A. J. Carlson[1]) deutet das Öffnen des Rachens und Vorstrecken der Zunge am Schlangenkopfe — auf Berührung oder optische Reizung — geradezu als Rindenfunktion.

B. Erscheinungen nach Verlust einer Hemisphäre.

Der Verlust einer Hemisphäre führt zwar anfangs erhebliche Ausfallserscheinungen, speziell bezüglich der Motilität herbei, nach längerer Zeit werden dieselben jedoch auffallend gering, zumal bei den niederen Wirbeltieren[2]).

Bei Knochenfischen bleiben nach jener Operation die Bewegungen ungestört, erst nach einseitiger Entfernung des Mittelhirns (inklusive der hinteren zwei Drittel seiner Basis) schwimmt der Fisch oft auf dem Rücken und macht, im Bogen gekrümmt, nach der unverletzten Seite hin Kreisbewegungen, nicht Rollbewegungen. Die Pleuronectiden (sc. die sinistrale Form) beschreiben daher, wenn links operiert, einen Kreis mit ihrer Blindseite. Die Knorpelfische zeigen ein ganz analoges Verhalten: nach einseitiger Abtragung von Vorder- und Zwischenhirn Kreisbewegung nach der gesunden Seite (durch etwa 24 Stunden — Steiner). Wird ein solcher Hai nach 10stündiger Zwangsbewegung geköpft, so setzt das Rückenmarkstier dieselbe Kreisbewegung fort; dasselbe beobachtete R. Dubois bei Käfern. Längere Zeit nach der Operation ist ein Unterschied zwischen den operierten und normalen Tieren nicht mehr zu bemerken.

Auch beim Frosch kann die Restitution bis zu diesem Grade fortschreiten (Steiner, Kato). Unmittelbar hat die einseitige Abtragung von Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn oder nur der Basis der Zweihügel bzw. des Mittelhirns zwangmäßige Kreis- oder Manègebewegungen nach der gesunden Seite hin zur Folge — spontan eintretend wie reflektorisch auslösbar (Kramsztück) —, ferner Zwangshaltung des Kopfes (Senkung und Drehung nach der Gegenseite). Das Tier vermag normale Schwimmbewegungen aus-

---

[1]) Pflügers Arch. **101**, 23, spez. 47, 1904. Vgl. auch F. Goltz, Der Hund mit verkürztem Rückenmark, ebenda **63**, 362, 1896. — [2]) D. Axenfeld (Anomalien auf sexuellem Gebiet bei Hühnern nach Verlust einer Hemisphäre), VI. Int. Physiol. Kongreß. Brüssel 1904. R. Boyce, Philos. Trans. 1895, B., p. 321. Brown-Séquard, Arch. de phys. 1879, p. 199. Contejean, Compt. rend. de la soc. de biol. 1893, p. 1014; vgl. auch Vitzou, Arch. de phys. **5**, 688, 1893. Gallerani, Arch. ital. de biol. **12**, 35, 1889 und 478, 1892. Goltz, Pflügers Arch. **13** (1), 1; **20** (3), 1; **26** (4), 1; **28**, 579; **42** (6), 419; **76**, 76, 1899; Anat. Unters. von Langley und Grünbaum, Journ. of Phys. **11**, 603, 1890; vgl. auch Vitzou, Arch. de phys. **5** (1893). Gudden, Zeitschr. f. Psychiat. **42** (1885). McKendrick, Recent researches on the nervous system. Edinburgh 1874. Kato, Das Großhirn des Frosches, D. J. Berlin 1886. A. v. Korányi und J. Loeb, Pflügers Arch. **47**, 423, 1891. J. Loeb, ebenda **39**, 265, 1886. Merzbacher, ebenda **96**, 572, 1903. Moeli, Virchows Arch. **76**, 475, 1879. Münzer und Wiener, Prag. med. Wochenschrift 1895 und Monatsschr. f. Psychiat. **3**, 379. Schépiloff, Mém. de la soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève 1895, **32** und l. c. Stefani, Arch. per le sc. med. **14**, 243 u. Arch. ital. de biol. **17**, 350, 1890; Physiolog. Kongr. 1889 — Zentralbl., S. 323. Steiner, Lussana u. Lemoigne, Schrader, Renzi, Kramsztück, Stefani, H. Munk, R. Dubois l. c.

zuführen, beschreibt jedoch dabei einen Kreis nach der gesunden Seite. Ist der Frosch endlich zur Ruhe gekommen, so kehren auf Reizung die Abweichungen wieder; die Reflexerregbarkeit auf der Gegenseite ist gesteigert (Wundt, Langendorff). Nach einseitiger Verletzung des Zwischenhirns tritt vorübergehend Uhrzeigerbewegung um das Beckenende ein, und zwar nach der gesunden Seite hin. Die Kreisbewegung kann nur nach Monaten definitiv verschwinden (Schépiloff). — Die Eidechse verhält sich nach einseitiger Abtragung des Großhirns ruhig, wenn man die Hand von der Gegenseite her nähert, entflieht aber bei Annäherung von der operierten Seite. Nach Verlust auch der einen Zwischenhirnhälfte besteht vorübergehend Kreisbewegung nach der gesunden Seite; die Bewegung ist anhaltend, wenn auch die Hälfte des Mittelhirns weggenommen wurde (Steiner).

Ebenso wie Tauben (Lussana und Lemoigne, Mc Kendrick) und Fledermäuse (Merzbacher) bringen Kaninchen (Münzer und Wiener) eine fast normale Gesamtleistung seitens der einen erhaltenen Hemisphäre auf. — Vögel erweisen sich nach Verlust einer Hemisphäre auf dem kontralateralen Auge zunächst blind, gewinnen später aber daselbst wieder Sehvermögen, zumal wenn ihnen nachträglich das Auge der gleichen Seite genommen wird (Renzi, Lussana und Lemoigne, Stefani, Gallerani, Schrader, H. Munk gegen Flourens und Mc Kendrick[1]). — Auch Katzen (Brown-Séquard, Boyce) zeigen nur geringe bleibende Defekte, speziell leichte kontralaterale Bewegungsstörung, zudem weichen sie bei der Vorwärtsbewegung nach der gesunden Seite ab; bei neugeborenen Katzen wie Kaninchen bleibt die Exstirpation einer Hemisphäre ohne merkliche Symptome (Gudden).

An Hunden hat Goltz nach ausgedehnten Zerstörungen bzw. nach völliger Exstirpation der Hemisphäre (kleiner Teil des *Gyr. fornicatus*, des *Lob. pyriformis* und *hippocampi*, die *Subst. perforata* erhalten), des Streifenhügels und des anterolateralen Teiles des Sehhügels linkerseits folgendes beobachtet. Die unmittelbar nach der Operation bestehende Reitbahnbewegung nach der operierten Seite (vgl. A. v. Koranyi und J. Loeb), ebenso die kontralaterale Herabsetzung des Drucksinnes und Störung des Muskelsinnes (Falschaufsetzen der Pfoten, Nachschleppen des Hinterbeines), sowie die Sehstörung auf dem gekreuzten Auge (Goltz, J. Loeb) gehen allmählich zurück, so daß nur eine geringe Kraftverminderung (auch bei künstlicher Nervenreizung, Boyce) und eine gewisse Abstumpfung der Empfindlichkeit von Haut und Auge bestehen bleibt. Der einseitig hemisphärenlose Hund von Goltz lief, sprang und bellte wie ein normaler. Er reichte zwar nicht mehr die rechte Vorderpfote, doch vermochte er mit derselben Fleisch, welches mit Kies verdeckt war, auszugraben und sie, wenn auch nicht sehr geschickt, zum Festhalten eines Knochens zu verwenden. Auf Drücken der Pfote bellte er und biß geschickt nach dem Angreifer.

Nicht so weit ging die Restitution an einem der rechten Hemisphäre beraubten Hunde, den Contejean beobachtete. Die linken Extremitäten zeigten zwar nur unbedeutende Schwäche, beim Laufen trat bald Rechtsdrehung ein. Doch fehlte die Kälteempfindlichkeit linkerseits dauernd, die Schmerzempfindlichkeit daselbst

[1]) Analog ist das Verhalten nach einseitiger Läsion in der Occipitalregion (Moeli).

war herabgesetzt; das linke Auge und das linke Ohr blieben reaktionslos (ebenso Vitzou). — Ein Affe, dem die linke Hemisphäre zum größten Teile fehlte (nur der Hinterhauptslappen war erhalten), wurde von Goltz durch 11 Jahre beobachtet. Die Lähmung der rechten Körperseite ging sehr erheblich zurück, doch blieben die feineren Bewegungen dauernd geschädigt, wenn auch das Tier wieder lernte, die rechte Vorderpfote zum Gruß zu reichen und damit Zuckerstückchen zu nehmen, die es aber nur ausnahmsweise und mühsam zum Munde führte. Die Reaktion auf Tast- und Druckreize blieb rechterseits herabgesetzt, fehlte aber nicht; Muskelsinn und Gesichtssinn zeigten nur eine vorübergehende Störung.

Unter den Wirbellosen zeigen die Crustaceen, Insekten und Myriopoden im Gegensatze zu den Anneliden nach halbseitiger Abtragung des Dorsalganglions oder der davon abgehenden dorsoventralen Kommissur dieselbe zwangsweise Kreisbewegung nach der gesunden Seite wie die Fische und Frösche nach einseitiger Abtragung des Mittelhirns (Dubois, Steiner).

C. Allgemeine Schlußfolgerungen.

Die vorstehende Übersicht des reichen Tatsachenmaterials gibt keine so einfache Antwort, wie man gemäß der älteren Anschauungsweise erwarten würde. Hatte doch Flourens die Hemisphären, bzw. die Rinde des Großhirns als das alleinige Organ des bewußten Empfindens und Wollens, der Spontaneität in der Tierwelt bezeichnet — nach Verlust des Großhirns sollten nur maschinenartige Reflexe die sonstige schlafähnliche Ruhe des Tieres unterbrechen. Bei fortschreitender Abtragung sollten zunächst allmählich wachsende Defekte eintreten, doch so, daß der Großhirnrest nach einiger Zeit wieder die Gesamtleistung aufbringt.

Für den Menschen ist allerdings der Beweis nicht erbracht, daß er auch ohne Mitwirkung der Großhirnrinde Empfindungen zu erhalten und willkürliche Bewegungen auszuführen vermöchte. Andererseits muß aber der Analogieschluß auf solche Qualitäten beim Tier überhaupt, speziell auf deren Alteration unter pathologischen Bedingungen als sehr unsicher bezeichnet werden. Das objektive Verhalten der großhirnlosen Tiere im sogenannten Restitutionsstadium und der Vergleichsindividuen mit intaktem Großhirn stimmt, besonders bei den niederen Wirbeltieren, in vieler Hinsicht derart überein, daß wir wohl nicht berechtigt sind, zumal bei den letzteren, hier Bewußtsein und Spontaneität, dort absolutes Fehlen solcher Qualitäten und Degradierung zur „Reflexmaschine" anzunehmen [1]). Wir werden demnach

[1]) Während Monakow (Gehirnpathologie, 2. Aufl., Wien 1904) geneigt ist, selbst dem Mittelhirn, speziell den *Lobi optici*, einen Rest bewußter Empfindung zuzuschreiben, spricht sich Hitzig (G. A. II., S. 111 bis 154, 596 bis 608 und Der Schwindel, Nothnagels Handbuch **12**, 2. Wien 1898) gegen die Annahme eines extracortikalen Bewußtseins bei Mensch und Tier aus, soweit ein Bewußtsein bei den Tieren überhaupt existiert. Er betrachtet die Rinde allerdings als das Organ der Vorstellungstätigkeit im engeren Sinne, des Erkennens, Verstehens, Erinnerns. Dieselbe apperzipiere und assoziiere die unbewußten Empfindungen und Vorstellungen niederer Ordnung, welche das Kleinhirn im Verein mit den ihm beigeordneten subcortikalen Ganglien auf Sinnesreize hin bilden, eventuell für Antwortbewegungen verwerten und als ein Ganzes, als Vorprodukt der bewußten Empfindungen und Vorstellungen der Großhirnrinde übermitteln. Nach H. Munk (G. M., speziell **15**, 280 ff.) finden hingegen, wenigstens beim Säugetier, auch die ersten Sinnesempfindungen und -wahrnehmungen, speziell „der Anfang alles Sehens", erst in der Großhirnrinde statt. Während H. Munk cortikale Sinnes- oder Gefühlssphären unterscheidet und sogar die gesamte Großhirnrinde in solche

aus den erheblichen, zu Anfang bestehenden, ja nicht selten bis zum Tode anhaltenden Ausfallserscheinungen keineswegs den Schluß ziehen, daß die subcortikalen Ganglien überhaupt und überall zu keinen den Rindenfunktionen vergleichbaren Leistungen befähigt sind. Noch wird uns die erwiesene Möglichkeit einer erheblichen „Restitution“, einer geradezu erstaunlichen Leistung der isolierten subcortikalen Gebilde, wenigstens in gewissen Fällen, zu der Folgerung führen, daß die letzteren schon im normalen Zusammenhange dieselbe Tätigkeit in gleichem Maße ausüben, und daß somit die Rinde an Bedeutung mehr oder weniger zurücktritt.

Als die wahrscheinlichste Vorstellung ergibt sich vielmehr die Idee einer subsidiären Automatie der tieferen nervösen Zentren. Unter normalen Verhältnissen erscheint ihre Eigentätigkeit sozusagen übertönt von der höher entwickelten sensorisch-exogenen wie motorisch-endogenen Funktion der Rinde, auf sich selbst angewiesen vermögen jedoch die subcortikalen Ganglien eine beträchtliche Selbständigkeit aufzubringen, zumal bei den tiefer stehenden Wirbeltieren. Solche „Isolierungsveränderungen“ des Hirnstammes, ähnlich jenen des Rückenmarks [1]), kommen augenscheinlich weniger zustande, wenn eine nur beschränkte Ausschaltung in der Hirnrinde gesetzt wurde, als wenn das Tier einen sehr großen Teil seines Großhirns eingebüßt hat. Darauf weist beispielsweise hin die völlige und dauernde Rindenblindheit des Hundes nach occipitaler Verletzung im Gegensatze zu dem allerdings unvollkommenen Reagieren des großhirnlosen Tieres auf optische Eindrücke. Gerade bei dem letzteren können auch die Gemeinschaftsbewegungen und Gemeinreflexe eine hohe Ausbildung erfahren und die zugleich mit der Rinde definitiv verlorenen Sonderbewegungen und Rindenreflexe der Gliedmaßen zum Teil ersetzen (H. Munk). Zur Illustration einer solchen Abstufung der Automatie in einer Kette reizbarer Gebilde sei erinnert an das

aufteilt, erkennt Hitzig nur Vorstellungs- oder Bewußtseinssphären an. Eine weitgehende Selbständigkeit der subcortikalen Ganglien vertreten speziell Luciani, welcher dieselben mit Rindeneinstülpungen vergleicht, Seppilli, Bianchi und Tonnini. — Goltz, dessen berühmte Versuche vor allem erweisen, daß auch das großhirnlose Säugetier Sinneseindrücke erhält und zu geordneten, zweckmäßigen Bewegungen zu verwerten vermag, erklärte das Großhirn im wesentlichen als ein Hemmungsorgan, mit dessen Verlust alle Äußerungen von Verstand, Gedächtnis, Überlegung und Intelligenz wegfallen (5. Abh., S. 477, 500; 6. Abh.). In analoger Weise spricht sich J. Loeb aus (Pflügers Arch. **34**, 301, 1884; **36**, 346, 1885 und Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie, Leipzig 1899, S. 130); er nimmt übrigens im Zentralnervensystem nur segmentale Ganglien und segmentale Reflexe an und bestreitet die Existenz übergeordneter Zentren. Nur das assoziative Gedächtnis sei eine ausschließliche Funktion des Großhirns (vgl. auch Hitzigs Kritik G. A. II, S. 127 bis 151).

[1]) Ein ähnliches sekundäres Ansteigen der Gemeinreflexe, wie es im isolierten Rückenmark nach anfänglicher Herabsetzung oder Hemmung eintritt (Goltz, H. Munk), wird von H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1892, S. 679) nach Exstirpation der Großhirnrinde angenommen. Die Isolierungsveränderungen sind um so ausgesprochener, je tiefer der Schnitt liegt, je ausgedehnter also die Abtrennung von Rindenverbindungen ist. So ist die Steigerung des Gemeinreflexes auf Zehendruck, ebenso der Kratzreflex nach alleiniger Exstirpation der Extremitätenregion nur undeutlich, der rhythmische Reflex des sogenannten Taktschlagens (Goltz, Freusberg) tritt überhaupt erst nach Abtragung des ganzen Großhirns ein. Der Zusammenhang mit der Großhirnrinde erhält demnach die subcortikalen Reflexzentren in ihrer normalen Erregbarkeit.

Verhältnis, in welchem die einzelnen Herzabschnitte zueinander stehen: vorläufiger, mitunter dauernder Stillstand nach Wegfall des dominierenden Sinus, spätere Wiederkehr der Tätigkeit im langsameren, subsidiären Eigenrhythmus der Atrioventrikularpartie usw. [1]).

Drittes Kapitel.

Die funktionelle Gliederung der Hirnrinde.

A. Historisches [2]).

Die uralte Auffassung der Gefühls- und der Verstandestätigkeit als Funktion eines bestimmten Organes, als „lokalisiert", bildete den Ausgangspunkt für die Erforschung der Lebensarbeit des Gehirns. Schon bei Alkmäon (580 v. Chr.) begegnen wir der Vorstellung von Nervenleitung, der Scheidung von Sensibilität und Intelligenz — einem Versuche, dem Empedokles (492 bis 432 v. Chr.), der Vater der Lichtemissionstheorie des Sehens, entgegentritt. Anaxagoras (500 bis 428 v. Chr.) definiert jede Empfindung als Alteration des Subjekts. Bei dem „Atomisten" Demokrit (460 bis 370 v. Chr.) erscheinen Gehirn, Herz und Leber als Organe der mobilen Psyche für die Funktionen des Denkens, Fühlens und Strebens; die verschiedenen Sinnesqualitäten bezeichnet er als bloße Varianten des Tastsinns, die exogenen Bilder oder Reize als nur durch korrespondente, „adäquate" Sinnesorgane perzeptibel. Hippokrates (460 bis 377 v. Chr.) und seine Schüler leiteten bereits nervöse und geistige Störungen von Läsionen des Gehirns her, z. B. Hemiplegie von einer Verletzung auf der Gegenseite (ebenso später Galenus, Aretaios und Cassius Felix [97 n. Chr.] unter Zurückführung auf eine Kreuzung der Nerven); das Gehirn erschien der Hippokratischen Schule als das alleinige Organ des Intellekts. Demgegenüber bezeichnete Aristoteles (384 bis 322 v. Chr.) das Herz als warmes Prinzip und Zentralorgan der Psyche (*Sensorium commune*), das Gehirn als ausgleichendes kaltes Prinzip ohne Beziehung zu den Sinnesorganen. Doch schon der Alexandriner Erasistratos (etwa 300 v. Chr.) vindiziert dem Gehirn wieder seine zentrale Stellung, unter Bewertung der Windungen für den Intellekt.

Eine völlige Reform brachte Galenus (131 bis 203 n. Chr.) als Tieranatom und Experimentator am Rückenmark sowie an den peripheren Nerven, aber auch als klinischer Beobachter selbst psychiatrischer Fälle. Bei ihm, noch deutlicher bei Poseidonius, findet sich die Lehre einer funktionellen Dreiteilung des Gehirns bzw. seiner Ventrikel in der Weise, daß die Imaginatio, d. h. Vorstellung und Phantasie vorn, in der Mitte der Verstand, hinten das Gedächtnis (nach Herophilus daselbst Hauptsitz der Empfindung, nach Augustinus der Bewegung) lokalisiert sei. Eine detaillierte Ausbildung fand diese Theorie bei Avicenna. Galens Lehren beherrschten das ganze Mittelalter. Die zum Teil hoch entwickelte Hirnchirurgie dieses Zeitalters lieferte manche bedeutsame Beobachtung (Lanfrancus, Wilhelm von Salicet).

Im Gegensatz zu den großen Fortschritten, welche die Nervenanatomie im 16. Jahrhundert, besonders durch Wills, machte, herrschten auf dem Gebiete der

---

[1]) In analoger Weise zwingt im Nervensystem der Medusen das am raschesten tätige Element die übrigen, in seiner Periode tätig zu sein. (J. Loeb, Einleitung, Kap. II; vgl. auch Hitzig, G. A. I, S. 245; Goltz, Pflügers Arch. 51, 606, 1892; Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.) — [2]) E. Hitzig, Huglings Jackson und die motorischen Rindenzentra. (Für die neuere Geschichte.) Berlin 1901. C. Neuburger, Die hist. Entwickelung der experimentellen Gehirn- und Rückenmarksphysiologie vor Flourens. Stuttgart 1897. Puschmann-Neuburger-Pagel, Handb. d. Geschichte d. Medizin 1, 2. Jena 1902, 1904. J. Soury, Le système nervaux central. Paris 1899, 2 Bde. und Dict. de phys. T. II, p. 547—976. Paris 1897 (für die obenstehende Übersicht hauptsächlich benutzt).

Physiologie vielfach vage Spekulationen, so über das *Sensorium commune.* Descartes (1596 bis 1650) schuf zwar den Begriff der Reflexaktion und forderte eine physiologische Grundlage der „rein subjektiven“ Empfindungen.

Der Gedanke, daß das Großhirn, speziell die Großhirnrinde, aus verschiedenwertigen Teilen zusammengesetzt sei und als ein hoch differenzierter Organkomplex eine funktionelle Gliederung oder Felderung aufweise, wurde wohl zuerst von Gall und Spurzheim klar erfaßt. Die alte Lehre einer Lokalisation der verschiedenen psychischen Vermögen in den einzelnen Hirnventrikeln fand in Sömmering den letzten Vertreter. Allerdings hat Gall jene führende Idee gleich in ein phrenologisches System gezwängt, demzufolge die Seelenvermögen, wie sie die damalige Psychologie ziemlich willkürlich unterschied, örtlich getrennt und auf der konvexen Oberfläche des Gehirns lokalisiert seien. Diese lokalen Verschiedenheiten des Hirnbaues sollten individuell stark variieren und sich durch parallele Abänderungen des Schädeldaches verraten. — Diesen nur sehr mangelhaft begründeten Annahmen gegenüber folgerten die Begründer der Experimentalphysiologie des Nervensystems, Flourens und Magendie, ebenso Longet, Matteucci, Budge, Schiff aus Tierversuchen, daß das Großhirn zwar der Sitz des Willens und der Wahrnehmung, jedoch in seinen Teilen gleichwertig sei, da Verletzungen je nach ihrer Ausdehnung die Gehirnfunktionen im allgemeinen beeinträchtigten, ohne lokale Ausfallserscheinungen erkennen zu lassen. Speziell wurde auch der Parallelismus zwischen Hirnentwickelung und Intelligenzhöhe in der Tierreihe betont. Das Großhirn, zumal seine Rinde, galt als unerregbar für die verschiedensten künstlichen Reize.

Nach dieser Negation brachte die klinische Beobachtung am Menschen den ersten Fortschritt. Zunächst fand Broca, daß der dauernde Verlust der artikulierten Sprache oder der Sprechbewegung bei Schlaganfällen verknüpft ist mit einer Läsion des hinteren Teiles der dritten Stirnwindung linkerseits. Broca selbst bezeichnete es als sehr wahrscheinlich, wenn nicht als sicher, daß jede Hirnwindung in Beziehung stehe zu besonderen psychischen Funktionen (1863). Schon vorher hatte Gall den Sprachsinn in den Stirnlappen verlegt und Bouillaud (seit 1825) die untere Fläche und den vorderen Pol beider Stirnlappen als Sitz der artikulierten Sprache vermutet, während M. Dax (1836) und sein Sohn G. Dax für eine Lokalisation linkerseits eingetreten waren, da nur rechtsseitige Extremitätenlähmung mit Aphasie einhergehe und der Herd sich dabei links finde.

Der grundlegenden Beobachtung Brocas folgte die Analyse jener Epilepsieform, welche nach ihrem Entdecker Huglings Jackson benannt wird. Dieser sowie Bastian folgerten aus dem geordneten Fortschreiten der Krämpfe, beispielsweise vom Bein auf den Arm, dann auf das Gesicht, als das Wahrscheinlichste, daß es sich handle um eine fortschreitende Reizung einzelner Rindenpartien von verschiedener funkioneller Zugehörigkeit und in entsprechender Anordnung.

Der größte Fortschritt in der Lehre von der Hirnlokalisation knüpft sich aber an das Tierexperiment, an die Folgen von künstlicher Reizung sowie von Zerstörung einzelner Lappen oder ganz beschränkter Stellen, speziell an die klassischen Entdeckungen von Hitzig und Fritsch (seit 1870). Die menschliche Pathologie hat allerdings sehr wesentliche Ergänzungen zu den Ergebnissen der Tierversuche hinzugefügt und die speziellen Lokalisationsverhältnisse für den Menschen aufgedeckt. Die Entwickelungsgeschichte und die pathologische Anatomie bzw. das Studium der sekundären Veränderungen von Fasern und Zellen läßt uns die einzelnen Bahnen erkennen, welche in den verschiedenen Hirnregionen entspringen oder endigen. Dank den genannten Forschungszweigen haben wir zunächst eine relativ weitgehende Kenntnis von der motorischen und der sensibel-sensorischen Lokalisation gewonnen, über die das Nachstehende im Detail berichten soll.

Eine wesentliche Änderung der bisherigen Vorstellungen vom Hirnbau und von der Rindenlokalisation bedeutet endlich Flechsigs Lehre (seit 1894) von der tektonischen Dualität der Hirnrinde, von deren Gliederung in Stabkranzgebiete oder Projektionsfelder, speziell Sinnessphären, und in Binnenfelder oder Assoziationszentren — eine Lehre, welche sich wesentlich auf das Studium der Markscheidenentwickelung oder Myelogenesis an den Nervenfasern stützt.

B. Resultate der künstlichen Reizung der Großhirnoberfläche.

1. Allgemeines über die Reizbarkeit des Großhirns, speziell des Hundes.

Die älteren Experimentatoren, wie Longet, Magendie, Flourens, Matteucci, van Deen, L. Weber, Budge und Schiff, hatten die Hemisphären des Großhirns, von denen sie ausschließlich oder wenigstens hauptsächlich die hintere Hälfte untersuchten, als unerregbar befunden für mechanische, chemische, thermische und elektrische Reize: von keinem der Genannten war eine Wirkung auf die Skelettmuskulatur beobachtet worden. Erst Hitzig, in Gemeinschaft mit Fritsch, hat die angeführte Lehre gestürzt und erwiesen, daß die elektrische Reizung bestimmter Regionen des Großhirns ganz bestimmte Bewegungen auszulösen vermag. Mit diesem Funde und den alsbald angeschlossenen Exstirpationsversuchen war die im wesentlichen heute noch unverrückte experimentelle Grundlage für die neuere Lokalisationslehre geschaffen. Den Anstoß dazu, die anscheinend im negativen Sinne entschiedene Frage neuerdings in Angriff zu nehmen, bildete für Hitzig folgende Beobachtung: Durchleitung eines konstanten Stromes durch das Hinterhaupt veranlaßt beim Menschen Augenbewegungen. Hitzigs anfängliche Deutung dieser Erscheinung als Effekt einer Großhirnreizung — statt einer solchen des Labyrinths — war ein geradezu glücklich zu nennender Irrtum. Schon ein Vorversuch am Kaninchenhirn ergab nun ein positives Resultat. — Die Methode der Auslösung von Erregungsvorgängen sowie von Hemmungserscheinungen durch künstliche Reize, speziell durch elektrische Ströme, wurde rasch zu einem Gemeingut der Experimentatoren. Sie hat zwar bei unkritischer Anwendung zu mancherlei Irrtümern geführt; richtig gehandhabt, gestattet sie jedoch eine äußerst genaue Lokalisation spezifischer Reizstellen oder „Zentren“ im allgemeinen Sinne für Erregung wie Hemmung der Skelettmuskulatur, sowie für gewisse Bewegungsvorgänge in der vegetativen Sphäre. Hinsichtlich der Lokalisation der Motilität übertrifft die bezeichnete Forschungsrichtung an Präzision weitaus das Studium der Ausfallserscheinungen, wie sie bei künstlicher oder krankhafter örtlicher Läsion des Gehirns zu beobachten sind. Die letzteren geben allerdings hinwiederum die unerläßliche Kontrolle für die durch Reizung erhaltenen Lokalisationsdaten ab. Über die Lokalisation der Sensibilität hingegen liefert die Reizmethode im Gegensatz zur Läsionsmethode nur indirekt und andeutungsweise Auskunft. Nicht zum wenigsten aus diesem Grunde seien die Ergebnisse der beiden Verfahren zunächst gesondert vorgeführt und dann erst zu einem Gesamtbilde vereinigt.

Gemäß den grundlegenden Beobachtungen, welche Hitzig 1870 bis 1874, anfangs in Gemeinschaft mit Fritsch, anstellte, erweist sich an der Konvexität des Hundehirns — bei fehlerfreier Untersuchung mit dem galvanischen sowie mit dem faradischen Strome, speziell bei Verwendung von schwellennahen Reizstärken — nur etwa die vordere Hälfte als wirksam auf die Skelettmuskulatur, und zwar noch mit Ausnahme des vordersten Anteiles, des Stirnlappens im engeren Sinne (vor dem vorderen Aste der *Fissura Sylvii*, der *Fiss. supraorbitalis* gelegen). Bei minimaler Intensität

reagieren nur einzelne relativ kleine (bis zu Stecknadelkopfgröße herab) und weit voneinander getrennte Stellen (Foci) — die auf Multiplikator oder Froschschenkel wirksamen Stromzweige beschränken sich dabei auf ein Gebiet von etwa 3 mm Durchmesser (Weliky und Schepowalow); bei unipolarer faradischer Reizung ist die Diffusion der wirksamen Stromzweige geringer als bei bipolarer (Negro, Lambert[1]). Stärkere Reizung eines Focus läßt zu der bei schwacher Reizung isoliert erhaltenen primären Bewegung jene Effekte hinzutreten, welche für sich von den Nachbarfoci aus zu erhalten sind (sekundäre Bewegungen). Eine analoge kombinierte Wirkung ergibt stärkere Reizung zwischen zwei Foci. Die komplizierten Effekte bei starker Reizung sind begreiflicherweise für eine präzise Lokalisation wenig brauchbar. Die Bedeutung jener regionalen Abstufung der Erregbarkeit soll später erörtert werden.

An dem längere Zeit bloßliegenden Gehirn zeigt sich die Anode wirksamer (Hitzig und Fritsch), während bei ganz frischem Zustande in der Regel die Kathode prävaliert (Reizschwelle 0,23 bis 0,38 M. A., P. Gerber). Der konstante Strom veranlaßt lang gezogene Zuckungen im Gegensatz zur Reizung von einem peripheren motorischen Nerven aus[2]). Faradische Einzelreize erzeugen Einzelzuckungen, periodische Reize (bereits bei Fühlbarkeit auf der Zunge wirksam) Superpositionen und tetanische Bewegungseffekte, welche den willkürlichen Bewegungen sehr ähnlich sind. — Während also die galvanische Reizung zur Aufsuchung der Foci dient, läßt uns die faradische Reizung die von jenen Stellen auslösbaren kombinierten Bewegungen erkennen[3]).

Beim Hunde sind die Tetani mitunter schon bei schwacher faradischer Reizung, stets aber bei höherer Reizstärke und längerer Reizdauer von klonischen Nachbewegungen, ja weiterhin von typischen epileptischen Anfällen gefolgt, die ev. mehrfach wiederkehren. Ebensolches gilt für die Katze und das Meerschweinchen, nicht aber für das Kaninchen (Albertoni).

Daß corticale Epilepsie auch durch mechanische Reizung zustande kommen kann, lehrt der Nachweis von Knochensplittern, Fremdkörpern und am Gehirn festsitzenden Narben in menschlichen Krankheitsfällen von traumatischer Epilepsie nach dem Jacksonschen Typus — am beweisendsten ist die Heilung nach Entfernung einer solchen Noxe. Die künstliche Erzeugung jenes Zustandes gelang zuerst Hitzig (G. A. **1**, 271, 1874) an Hunden, denen er eine Läsion in der erregbaren Zone beibrachte, so daß sie dann daselbst eine Narbe trugen. — Zur corticalen Epilepsie führt beim Hunde nur Reizung der Hirnrinde, nicht aber eine solche des bloßgelegten Marklagers (Fr. Franck und Pitres, ebenso Rosenbach — entgegen H. Braun, L. Hermann, Albertoni, Vulpian — nach Ziehen sind von tieferen Zentren aus wohl tonische, nicht aber klonische Krämpfe auszulösen); die Reizung des Markes kann höchstens durch Vermittelung der Rinde der anderen Seite bzw. durch Balkenfasern wirksam werden (Bubnoff u. Heidenhain).

Die nachträgliche Exstirpation der gereizten Rindenpartie läßt, wenigstens wenn zu Anfang ausgeführt, die Anfälle verschwinden (Munk und Novi, Pasternatzky, Bubnoff u. Heidenhain — entgegen Fr. Franck u. Pitres,

---

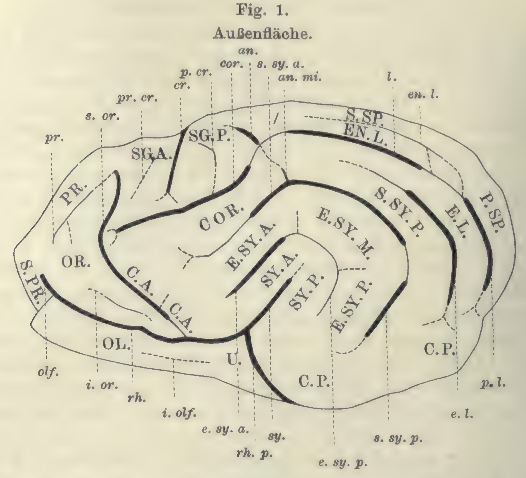
[1]) Ein elegantes Reizverfahren am freibeweglichen Tiere mittels Elektroden, welche in die Schädeldecke eingesetzt sind, hat J. R. Ewald angegeben (Berl. klin. Wochenschr. 1898, Nr. 39; vgl. auch Talbert, Arch. f. Physiol. 1900, S. 195). — [2]) In der Anodenregion ist die Erregbarkeit für den faradischen Prüfreiz herabgesetzt, in der Kathodenregion erhöht (Spanbock). — [3]) Vgl. Hitzig, Ges. Abh. **2**, Kap. 3, II. Über Untersuchungsmethoden. (Die elektrische Untersuchung.)

Samaja bezüglich der klonischen, nicht der tonischen Krämpfe, Albertoni). Die Produktion epileptischer Anfälle gelingt nicht bloß von der sogenannten erregbaren Region aus („epileptogene Zone“ bei Hund und Katze hinter dem *Sulc. cruc.*, beim

Großhirnoberfläche des Hundes.

Fig. 1.

Außenfläche.



Bezeichnung der Windungen und Furchen von Fig. 1 u. 2.

(Nach Langley[1]).

Windungen:

PR.	*Gyrus prorea.*	*P. Sp.*	*Gyr. postsplenialis.*
OR.	*Gyr. orbitalis.*	*EN. L.*	*Gyr. entolateralis.*
S. PR.	*Gyr. subprorea.*	*E. L.*	*Gyr. ectolateralis.*
OL.	*Lob. olfactorius.*	*S. SY. P.*	*Gyr. suprasylv. post.*
U.	*Gyr. uncinatus.*	*E. SY. M.*	*Gyr. ectosylv. medius.*
SG. A.	*Gyr. sigmoides ant.*	*E. SY. P.*	*Gyr. ectosylv. post.*
SG. P.	*Gyr. sigmoides post.*	*SY. P.*	*Gyr. sylviacus post.*
COR.	*Gyr. coronalis.*	*C. P.*	*Gyr. compositus post.*
C. A.	*Gyr. compositus anterior.*	*G.*	*Gyr. genualis.*
E. SY. A.	*Gyr. ectosylv. ant.*	*PR. SP.*	*Gyr. praesplenialis.*
SY. A.	*Gyr. sylviacus ant.*	*S. C.*	*Gyr. supracallosus.*
S. Sp.	*Gyr. suprasplenialis.*	*SP.*	*Gyr. splenialis.*

Furchen:

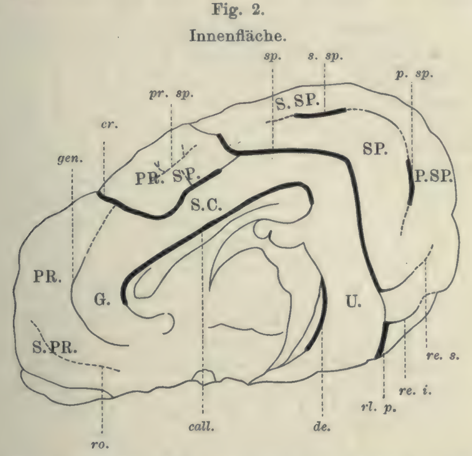
pr.	*Sulc. prorealis.*	*l.*	*Sulc. lateralis.*
s. or.	*Sulc. supraorbitalis.*	*p. l.*	*Sulc. postlateralis.*
i. or.	*Sulc. infraorbitalis.*	*e. l.*	*Sulc. ectolateralis.*
olf.	*Sulc. olfactorius.*	*s. sy. p.*	*Sulc. suprasylv. post.*
rh.	*Sulc. rhinalis.*	*e. sy. p.*	*Sulc. ectosylv. post.*
i. olf.	*Sulc. interolfactorius.*	*ro.*	*Sulc. rostralis.*
pr. cr.	*Sulc. praecruciatus.*	*gen.*	*Sulc. genualis.*
cr.	*Sulc. cruciatus.*	*pr. sp.*	*Sulc. praesplenialis.*
pr. cr.	*Sulc. postcruciatus.*	*call.*	*Sulc. callosus.*
cor.	*Sulc. coronalis.*	*sp.*	*Sulc. splenialis.*
an.	*Sulc. ansatus.*	*s. sp.*	*Sulc. suprasplenialis.*
an. mi.	*Sulc. ansat. minor.*	*p. sp.*	*Sulc. postsplenialis.*
s. sy. a.	*Sulc. suprasylv. ant.*	*de.*	*Sulc. dentatus.*
e. sy. a.	*Sulc. ectosylv. ant.*	*re. s.*	*Sulc. recurrens sup.* (= *Fiss. calcarina?*)
sy.	*Sulc. sylviacus.*		
rh. p.	*Sulc. rhinalis post.*	*re. i.*	*Sulc. recurrens inf.*
en. l.	*Sulc. entolateralis.*	*rh. p.*	*Sulc. rhinalis post.*

[1]) Journ. of Physiol. **4**, 248, 1882. Bezüglich der vergleichenden Anatomie der Hirnwindungen sei hingewiesen auf Th. Meynert, Arch. f. Psychiat. 1877; Topinard, Rev. scient. 1891, p. 555; G. E. Smith, Journ. of Anat. **36**, 306, 1902; Ziehen, Makrosk. und mikroskop. Anatomie des Rückenmarks und des

Kaninchen vermißt, Albertoni 1876, 1881), sondern auch, wiewohl schwieriger, von der übrigen Hirnrinde aus (Luciani und Tamburini; nach Unverricht speziell von der sogenannten Sehsphäre aus, Danillo und Samaja contra). Aber auch dann ist jener Effekt wohl durch Vermittelung der Zentralregion bedingt, da er bei Erhöhung von deren Erregbarkeit (z. B. durch vorausgeschickte Faradisierung) leichter eintritt und nach ihrer Exstirpation ausfällt oder sich auf die gleichnamige Seite beschränkt (Unverricht). Die Konvulsionen schreiten bei Hund und Affe zunächst entsprechend der Anordnung der Foci in der erregbaren Zone vor, dann erst werden sie allgemein und greifen auf die gleichnamige Seite über (Hitzig, Ferrier 1873 am Affen, Albertoni, Luciani, Beevor und Horsley) — schon H. Jackson[1]) hatte aus der gesetzmäßigen Folge bei der nach ihm benannten Form der menschlichen Epilepsie auf eine entsprechende Anordnung der Rindenzentren geschlossen. Umschneidung der einzelnen Foci hindert indes das

Fig. 2.

Innenfläche.



Fortschreiten nicht, ebensowenig Durchtrennung des Balkens die Beteiligung der anderen Körperhälfte (Unverricht). — Die spezielle Form der Muskelkontraktion im epileptischen Anfall wurde am Hunde von Fr. Franck und Pitres, sowie von Schäfer (auch am Kaninchen und Affen), Battelli, Samaja untersucht. Dem einleitenden Klonus folgt eine erste tetanische oder tonische Phase, dieser wiederum nach einem gewissen, ev. klonischen Absinken eine zweite, länger dauernde tetanische Phase, die mitunter fehlt; an diese schließt sich meist plötzlich die eigentlich klonische Periode mit starken Kontraktionen in langsamem Rhythmus. Diese klingen entweder allmählich ab oder es folgt ein zweiter Anfall. Der Blutdruck ist während der ganzen Dauer des Anfalls erhöht, die Pulszahl steigt anfangs, fällt dann wieder, erreicht aber zu Anfang der klonischen Phase nochmals weit höhere Werte (Fr. Franck und Pitres). Außerdem ist Erweiterung der Pupille, Steigerung der Speichelsekretion (Albertoni) im Anfalle beobachtet worden.

Gehirns, Jena 1899; Ders., Jen. Denkschr. **3**, 1 (Cetaceen); Jen. Zeitschr. f. Naturw. **22** (Primaten); Monographie über Monotremen und Marsupalier, Jena 1897; Anat. Anz. 1890 und Arch. f. Psychiat. **27**.

[1]) Vgl. auch Seppilli, Riv. sperim. 1886. J. Christian, Journ. of ment. sc. 1891, p. 1. Muratow, D. Z. f. N. H. K. **8**, 97, 1896. Charrin, Arch. de phys. 1897. Lapinsky, Pflügers Arch. **74**, 47, 1899 (eingehende Literaturübersicht). Phisalix (Meerschweinchen), Compt. rend. soc. biol. **56**, 221, 1904. Soury, Arch. de Neur. 1891 (kritische Übersicht). Ziehen, Arch. f. Psych. **13**.

Nach Samajas Versuchen (fortschreitende Exstirpation oder Durchschneidung im Zentralnervensystem — Durchsenden faradischer Ströme durch den ganzen Tierkörper) besteht ein Unterschied bezüglich der Lokalisation klonischer und tonischer Krämpfe. Bereits Ziehen und Bechterew hatten ganz allgemein die ersteren cortical, die letzteren basal lokalisiert. Der Sitz der klonischen Krämpfe verschiebt sich jedoch erst beim Aufsteigen in der Tierreihe vom Rückenmark bis zur Hirnrinde: er findet sich beim Frosch in Rückenmark und Medulla, beim Meerschweinchen ausschließlich in der letzteren, beim Kaninchen in der Hirnbasis, bei der erwachsenen Katze und dem erwachsenen Hunde, beim Affen und Menschen nur in der Hirnrinde. Die Rinde vom Frosch, sowie von Katze und Hund gleich nach der Geburt, gibt keine Konvulsionen. Tonische Krämpfe kommen bei den Säugern von der Medulla aus[1]), beim Menschen ausschließlich von der Basis aus zustande.

Bei den Konvulsionen durch Absinthvergiftung kann die Rinde nicht der alleinige Angriffspunkt (Pasternatzky, Gotch und Horsley) sein, da dieselben auch nach Abtrennung des Gehirns vom Rückenmark eintreten (Magnan). Allerdings sahen Rovighi und Santini die epileptischen Krämpfe durch Pikrotoxin nach einseitiger Exstirpation der Zentralregion bei Hund, Katze, Kaninchen auf der Gegenseite schwächer ausfallen. Doch wirkt Pikrotoxin ebenso wie Kampfer auch nach Rückenmarksdurchschneidung noch krampferregend (bei Kalt- und Warmblütern, Gottlieb). — Bei Cocainvergiftung hingegen vermißten Soulier und Guinard Konvulsionen fast völlig, wenn zuvor das Großhirn oder die Hirnrinde weggenommen war (Katze, Taube, Meerschweinchen). Auch fällt die kataleptische Starre, in welche die mit Opium vergiftete Ratte auf Streichen des Schwanzes verfällt, rasch ab, sobald die motorische Region zerstört wird (Spina).

Schließlich sei kurz erinnert an die berühmten Versuche von Kußmaul und Tenner, sowie von Westphal, epileptische Anfälle durch Hirnanämie, dauernde Epilepsie durch künstliche Erschütterungen des Schädels (Klopfen) zu erzeugen.

Die Reizbarkeit der sogenannten erregbaren Region sinkt (im Gegensatze zum Verhalten des peripheren Nerven, Hitzig, Levinsohn) bei länger dauernder Reizung sehr rasch, ebenso durch epileptische Anfälle[2]). Verblutung bzw. Anämie, auch Erstickung bedingt anfänglich Steigerung (Couty, Orschansky, Ph. Knoll, Aducco, Broca und Richet), später Verlust der Erregbarkeit (Hitzig). Kurze Zeit nach Unterbrechung des Blutkreislaufes läßt sich die Erregbarkeit der Hirnrinde noch erhalten bzw. wiederherstellen mittels Durchspülung mit Blut (Brown-Séquard, Kußmaul u. Tenner, S. Mayer, Langendorff, Cyon; Scheven am Kaninchen nach 10 bis 15′ ziemlich regelmäßig, selten nach 30′, mitunter nachfolgender Spasmus; F. Müller u. A. Ott negativ) oder mit sauerstoffgesättigter Kochsalz-Kalklösung (Battelli). Bei künstlicher Erhöhung des Blutdruckes (Spanbock), sowie während der Gravidität besteht erhöhte Reizbarkeit (speziell für Kreatin an Kaninchen, Blumreich und Zuntz), desgleichen im Anfangsstadium meningitischer Entzündung (Couty, Bechterew); hingegen fehlt die Erregbarkeit im Winterschlaf (Fledermaus, Merzbacher). Sie ver-

---

[1]) Hie und da ist auch vom abgetrennten Rückenmark des Hundes aus durch langdauernde starke Reizung eine epileptische Nachwirkung zu erhalten (Horsley u. Schäfer, Journ. of Phys. **7**, 103, 1885). — [2]) Nur kurz hingewiesen sei hier auf die Veränderung der künstlichen Reizbarkeit der Großhirnrinde nach Abtragung gewisser nervöser Verbindungen. So bedingt Durchschneidung der hinteren Wurzeln anfangs Erhöhung, dann Verminderung der Erregbarkeit, sowie tonischen, ataktischen Charakter der Reizeffekte (Tomasini, Arch. ital. de biol. 1894, p. 36), Abtragung der einen Kleinhirnhälfte Verminderung der Reizbarkeit der gleichseitigen Hemisphäre, Steigerung auf der Gegenseite (Russel, Proc. Roy. Soc. **55**, 57, 1894; Luciani, Arch. ital. de biol. **21**, 190, 1894; Bianchi, ebenda; vgl. auch Rothmann, Arch. f. Phys. 1902, S. 154 u. Zeitschr. f. klin. Med. **44**).

mindert sich ferner bei Abkühlung des Tieres (Gerber) und bei künstlich durch Unterbindung der Ureteren erzeugter Urämie (Spanbock). Von Giften wirkt Atropin (Albertoni) fördernd, aufhebend hingegen Curare, Bromkalium, Cocainbepinselung bis 2 oder 3 mm tief (Hitzig, bezüglich Cocain Tumas, Carvalho, Aducco, Belmondo, Berninzone). Bei tiefer Äthernarkose ist die Reizbarkeit bald erhalten, bald verloren; andererseits bleiben selbst relativ große Morphiumdosen ohne Wirkung, ebenso Berührung mit der Luft an sich, desgleichen künstliche Apnoe (Hitzig). Hingegen behaupteten Schiff und Braun (vgl. auch Japelli, Broca und Richet) allgemeinen Wegfall der Reizeffekte, ebenso der epileptischen Anfälle (Albertoni 1879) bei tiefer Äther- oder Chloroformnarkose sowie bei Apnoe.

Die Empfänglichkeit der Hirnoberfläche für künstliche Reize beschränkt sich nicht auf den elektrischen. Vielmehr erhielt zuerst Hitzig nach Kauterisierung einer bestimmten Rindenstelle tonische Extensionsbewegungen der vorderen Extremitäten, welche absatzweise erfolgten und eine halbe Stunde anhielten (1874); ähnliche Erfolge hatte mitunter das Eintrocknenlassen eines Stückchens Feuerschwamm auf der Hirnrinde oder die Applikation kleiner Schwammstückchen, welche mit Essigsäure, Eisenchlorid (1877) oder 3 proz. Carbolsäure (1903) getränkt waren. Dasselbe ergaben die Beobachtungen von Eulenburg und Landois, Fr. Franck, Leubuscher und Ziehen, Koranyi und Tauszk, Gallerani und Lussana, D. Axenfeld, Ramm, Bickel, Blumreich und Zuntz: periodische Krämpfe von längerer Dauer am Kaninchen nach einmaligem Auftragen von Kochsalz, Kreatin, Uraten, gallensauren Salzen, saurem phosphorsaurem Kali. — Auf mechanische Reizbarkeit weisen schon die Fälle traumatischer Epilepsie an Menschen und Tieren hin (vgl. oben); für künstliche, mechanische Reizung fand Couty den entzündeten *Gyr. sigmoides* erregbar, ebenso Fr. Franck und Pitres (1883), Luciani (1883) [dann Katschanowski und Knoll bezüglich Augenbewegungen; Vulpian (1882) contra].

Die Frage, ob die von Hitzig und Fritsch erhaltenen Reizeffekte auf Erregbarkeit der Rinde selbst oder auf Mitreizung tieferer Teile, speziell des Marklagers beruhten, bedurfte noch der genaueren Analyse. Schon Hitzig (1874, 1875) hatte wesentlich gleiche Wirkungen bei Reizung des bloßgelegten Markes oder bei Einsenkung isolierter Elektroden in dasselbe erhalten. Zahlreiche Untersucher bestätigten diesen Befund nach Exstirpation, Ätzung oder sonstiger Ausschaltung der Rinde, so Hermann, Burdon-Sanderson, Braun, Putnam, Carville und Duret, Albertoni und Michieli (Mark nur im frischen Zustande reizbar, nicht nach Wochen und nach eingetretener Degeneration), dann Couty (anfängliches Fortbestehen der Erregbarkeit nach Ligatur der Hirnarterien), Goltz sowie Marcacci (Rindenausschaltung durch Kälte, wie bereits Vulpian 1885). Beim nicht narkotisierten Tier erscheint die Oberfläche reizbarer als der Markquerschnitt, beim narkotisierten ist das Umgekehrte der Fall (Vulpian 1882, 1885, Richet, Fr. Franck 1887). Asch und Neisser bezeichnen die Grenzzone zwischen grauer und weißer Substanz des Kaninchenhirns als maximal erregbar. — Mit Unrecht folgerten viele Autoren aus dem beschriebenen Verhalten, daß die Rinde an sich unreizbar sei, die Reizeffekte vielmehr auf Mitreizung des Markes beruhten.

Hitzig und Fritsch hatten (1870) bei Reizung des Marklagers keine Verstärkung, sondern bloß Ausbreitung der Zuckungen gesehen; sie bemerkten dabei auch bereits, gleich Schiff, eine Verkürzung der Latenzzeit und eine Änderung des Zuckungsablaufes gegenüber den Effekten bei Reizung der unversehrten Oberfläche (G. A. 1, 35). Fr. Franck und Pitres, ebenso Bubnoff und Heidenhain fanden das Mark weniger reizbar, doch mit kürzerer Latenz reagierend als die Rinde — beispielsweise 0,035″ gegenüber 0,08″ [1]); bei leichter Morphiumnarkose tritt Verkürzung der Rindenlatenz ein bis 0,02″, bei tiefer Narkose oder Reizung sensibler Nerven Verlängerung bis 0,17″. Bei tiefer Narkose, sowie bei Verblutung wird die Rinde mitunter bereits unerregbar, während das Mark noch reagiert (Hitzig); bei Anämisierung durch Paraffininjektion verliert auch das Marklager nach 4 bis 6 Minuten seine Reizbarkeit (Scheven). Die Zuckungskurve bei Rindenreizung erscheint gegenüber der vom Mark aus erhaltenen mehr gestreckt. — Auch für corticale Blasenreizung ist das Latenzstadium länger wie für subcorticale (Bechterew und Mislawsky 1888).

Bei rhythmischer faradischer Reizung an der Hirnoberfläche bis zu 10 oder 12 Einzelreizen pro Sekunde zeigt die wellenförmige Kurve der Muskelkontraktion denselben Rhythmus; bei rascherer Reizfolge geschieht die Reaktion in einem autonomen Rhythmus 8 bis 18 (10 bis 13, Richet), wie er auch bei willkürlicher Muskelkontraktion am Menschen zu beobachten ist (Horsley und Schäfer, J. v. Kries, W. Griffiths). In Übereinstimmung mit dieser Eigentümlichkeit ergab die Messung der auf eine Erregung (durch elektrischen Reiz, choreatischen Krampf oder reflektorisch durch akustischen Reiz ausgelöst) folgenden Periode von Unerregbarkeit, der sogenannten refraktären Phase [2]), am Hund etwa 0,1″ (Richet und Broca 1897). Die refraktäre Phase ist bei Abkühlung besonders deutlich; auf sie folgt die Periode der Erholung und eventuell gesteigerter Erregbarkeit (Richet). — Während der Rhythmus der Kontraktionen und der elektromotorischen Schwankungen im epileptischen Anfall langsamer ist (Wolfenden und D. Williams, Herringham, Gotch und Horsley), ergibt künstliche Reizung des Marklagers und des Rückenmarkquerschnittes denselben Rhythmus wie künstliche Reizung der Rinde — im Gegensatz zur Reizung des peripheren Nerven, welche von 30 Einzelreizen pro Sekunde ab zu glattem Tetanus führt (Horsley und Schäfer). (Bezüglich der elektromotorischen Reizeffekte siehe unten.)

Endlich führt nur Reizung der Oberfläche zu klonischen Nachbewegungen (bezügl. epileptischer Anfälle siehe oben), während der Effekt seitens des Marklagers mit dem Aufhören des Reizes erlischt (Fr. Franck und Pitres, Horsley 1898). — Aus all diesen Daten ist unzweifelhaft der Schluß zu ziehen, daß die Rinde selbst und wahrscheinlich die Körper oder Perikaryen der Ganglienzellen künstlich, und zwar speziell elektrisch reizbar sind.

---

[1]) Am Hemisphärium des Frosches erhielten Langendorff und Krawzoff (Arch. f. Phys. 1879, S. 90) ein Latenzstadium von 0,044″, Wilson (Journ. of Phys. 11, 504, 1890) am *Lobus olf.* 0,042 bis 0,046″, etwa um 0,02″ länger als am Rückenmark. — [2]) Am Herzen entdeckt von Marey, für den Froschnerven vgl. Gotch und Burch, für das Atemzentrum Lewandowsky, für den Lidreflex Zwaardemaker und Lans, für die Nervenzentren der Insekten Pompilian (Compt. rend. soc. biol. 1899, p. 400).

Aducco, Arch. ital. de biol. 1888, p. 192. — Derselbe, ebenda **14**, 136, 1890. — Albertoni u. Michieli, Lo sperim. **37**, 136, 1876. — Albertoni, Rend. Ist. Siena 1876, II, p. 5; Lo sperim. 1881, p. 225, 337; Moleschotts Unt. **12**, 473. — Asch u. Neisser, Pflügers Arch. **40**, 191, 1886. — D. Axenfeld, Arch. ital. de biol. 1893, p. 60. — Battelli, Journ. de phys. 1900, p. 993. — Derselbe, Compt. rend. soc. biol., 4. Juli 1903. — Bechterew, Neurol. Zentralbl. 1895. — Derselbe, ebenda 1897, S. 146. — Belmondo, Lo sperim. 1890. — Bérninzone, Die Hirnrinde als Hemmungsorgan. Mailand 1900. — Bickel, Compt. rend. 1897. — Blumreich und Zuntz, Arch.. f. Phys. 1901, Suppl., S. 266. — Braun, Eckhards Beitr. **7** (1874). — Broca u. Richet, Compt. rend. soc. biol. 1897, p. 141. — Bubnoff u. Heidenhain, Pflügers Arch. **26**, 137 u. 546, 1881. — Burdon-Sanderson, P. R. S. **22**, 368, 1874. — Carvalho, Compt. rend. soc. biol. 1888, p. 664. — Carville u. Duret, Arch. de phys. 1875, p. 352. — Couty, Compt. rend. **88**, 604, 1879; **96**, 269, 507, 1883; **97**, 956. — Cyon, Compt. rend. soc. biol. 1900, p. 372. — Danillo, Arch. f. Phys. 1884, S. 79. — Eulenburg u. Landois, Zentralbl. f. med. Wiss. 1876, S. 260. — Fr. Franck, Progrès méd. 1878. — Derselbe, Léçons. Paris 1887. — Derselbe und Pitres, Trav. Marey 1878—1879, p. 413; Arch. de phys. 1883 (2), p. 1 u. 1885, p. 149. — Gallerani und Lussana, Arch. ital. de biol. 1891, p. 396. — P. Gerber, Elektr. Erregbarkeit des Großhirns. D. J. Königsberg 1888. — Goltz, Pflügers Arch. **26**, 1, 1881. — Gotch u. Horsley, P. R. S. **49**, 235, 1891. — Dieselben, Philos. Trans. **182** B., 267 bis 526, spez. 511, 1892. — Gottlieb, Arch. f. exper. Path. **30**, 21, 1892. — W. Griffiths, Journ. of Phys. **9**, 39, 1888. — Hermann, Pflügers Arch. **10**, 77, 1874. — Herringham, Journ. of Phys. **11**, 481, 1890. — Hitzig, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, S. 548; Arch. f. Phys. 1875, S. 478. — Derselbe, Untersuchungen über das Gehirn, I. A., 1874; 2. A. zugleich Gesammelte Abhandlungen, 2 Teile. Berlin 1904. — Horsley und Schäfer, Journ. of Phys. **7**, 114, 1885. — Horsley, Brain **21**, 547, 1898. — Japelli, Ac. med. Napoli. — Katschanowski, Med. J. B. Wien 1885, S. 445. — Koranyi u. Tauszk, Int. klin. Rundsch. 1890, Nr. 14. — J. v. Kries, Arch. f. Phys. 1886, Suppl., S. 1. — Ph. Knoll, Sitzungsber. d. W. Akad. **94** (1886). — Kußmaul u. Tenner, Moleschotts Unt. **1**, 90, 1857; vgl. unter anderen. Westphal, Berl. klin. Wochenschr. 1871, S. 461; Gutnikow, Pflügers Arch. **49**, 609, 1891. — Lambert, Compt. rend. soc. biol. 1894, p. 512. — Landois, Wien. med. Pr. 1887. — Leubuscher u. Ziehen, Zentralbl. f. klin. Med. 1888. — Levinsohn, Journ. of Phys. **26**, 210, 1901. — Luciani, Riv. sperim. 1878; Zentralbl. f. med. Wiss. 1883, S. 897; Arch. ital. de biol. 1883, p. 268. — Magnan, Arch. de phys. 1873, p. 127. — Marcacci, Arch. ital. de biol. 1882, p. 261. — S. Mayer, Zentralbl. f. med. Wiss. 1878; Sitzungsber. d. Wien. Akad. **91**, 121, 1880; Prag. Med. Wochenschr. 1881; Prag. Zeitschr. f. Heilkunde **4**, 26 u. 187, 1883. — Merzbacher, Pflügers Arch. **96**, 572, 1903. — F. Müller und A. Ott, Pflügers Arch. **103**, 493, 1904. — Negro, Arch. ital. de biol. **11**, 212, 1889. — Orschansky, Arch. f. Phys. 1883, S. 297. — Pasternatzky, Compt. rend. **93**, 88, 1881. — Putnam, Bost. Med. Journ. **91** (1874). — Ramm, Gifte und Hirnerregbarkeit. D. J. Moskau 1894. — Richet u. Broca, Nature 1897. — Richet, Dict. de phys. **3**, 1—57, 1898. — Rosenbach, Psych. Ver. zu St. Petersburg, Okt. 1883. — Rovighi u. Santini, Publ. Ist. Firenze 1882. — Samaja, Compt. rend. **27**, Oktober 1903; Trav. Genève **6**, 49, 1903; vgl. Prévost u. Batelli, 6. Int. Physiol. Kongr. Brüssel 1904. — Scheven, Arch. f. Psychiat. **38**, 926; **39**, 169, 1904. — Schiff, Lez. di fis. sperim. II. ed., Firenze 1873. — Soulier u. Guinard, Compt. rend. soc. biol. 1898, p. 800. — Spanbock, Zieglers Beitr. zur path. Anatomie **8**, 283, 1891 (Blutdruck); Neurol. Zentralbl. 1891, S. 654 (Urämie); D. Z. f. N. H. K. **8**, 41, 1895. — Spina, Wien. Med. Ztg. 1893, S. 485. — Tumas, Medic. Nowosti 1884, Nr. 33. — Unverricht, Arch. f. Psychiat. **14**, 175, 1880; Kongr. f. inn. Med. 1887, S. 192; Arch. f. klin. Med. **44**, 1; **46**, 413, 1888. — Vulpian, Compt. rend. **95**, 270, 1882; **100** u. **101**, 1101, 1885. — Weliky u. Schepowalow, Petersb. Ges. d. Naturf. 1876. — Wolfenden u. Williams, Br. med. Journ. 1888, p. 1049. — Ziehen, Arch. f. Psychiat. **17**, 99, 1886.

Reizeffekte an Neugeborenen.

Die elektrische Erregbarkeit der Hirnrinde erweist sich an einen gewissen Ausbildungsgrad, speziell der Markhülle der Stabkranzfasern, geknüpft. Zuerst fand Soltmann[1]), daß beim Hund und Kaninchen Reizung der Rindenfelder, speziell des Zentrums der Vorderpfote, erst gegen den 10. Lebenstag einen Bewegungserfolg sowie einen Hemmungseffekt auf spinale Reflexe ergibt, während das Mark der inneren Kapsel bereits nach der Geburt erregbar ist. Dieser Befund wurde von Tarchanoff bezüglich des Kaninchens im Gegensatze zum Meerschweinchen, ferner von Albertoni, Crosnier de Varigny und Fr. Franck u. Pitres am Hunde bestätigt. Die Versuche von Lemoine konstatieren bloß die Erregbarkeit des Markes, nicht der Rinde; ebenso erhielt Marcacci erst Bewegungen bei Einsenken der Elektroden. Auch die Angaben von Paneth und Bary, welche bei Hunden schon 18 bis 48 Stunden nach der Geburt Effekte erzielten (Bary bloß in der Mehrzahl der untersuchten Hunde und Katzen, niemals bei Kaninchen; auch nicht bezüglich der Speichelsekretion an Hunden, Kerber), dürften sich auf Mitreizung des Markes beziehen, zumal da Bary in den positiven Fällen keinen Unterschied der Latenz bei Reizung an der Oberfläche und in der Tiefe feststellen konnte. — Nach Samaja sind an Katzen bei faradischer Durchströmung des Körpers klonische Krämpfe (Rindeneffekte) erst 18 oder 19 Tage nach der Geburt zu erhalten, tonische Krämpfe allerdings sofort, jedoch kommen diese auch vom isolierten Rückenmark aus noch zustande.

Bei Rindenreizung an jungen Tieren erfolgen die Muskelkontraktionen nach wesentlich längerer Latenz als beim Erwachsenen und haben tonischen Charakter; doch sind epileptische Anfälle erst längere Zeit nach der Geburt auszulösen (Bechterew 1898). — Bezüglich der Augenbewegungen auf Reizung des Occipitalhirns lehren die Untersuchungen von Steiner, daß solche beim Meerschweinchen am 5., beim Kaninchen am 15., bei der Katze am 14. bis 16., beim Hunde erst am 40. Tage zu erhalten sind, obzwar die Tiere schon früher die Augen offen haben und Hindernissen ausweichen, ohne allerdings Objekte mit dem Blick zu verfolgen. Der Eintritt der Erregbarkeit erscheint demnach an die vollständige Ausbildung der betreffenden Rindenpartien geknüpft[2]).

Nach Bechterew (1886) ist eine Gruppe von Säugern zu unterscheiden, welche blind, taub, ohne geordnete Lokomotion und (im allgemeinen) ohne Erregbarkeit der Hirnrinde zur Welt kommen (Hund nach 10 bis 13 Tagen erregbar, Katze, Kaninchen nach 5 bis 7 Tagen, Ratte). Die Vertreter der anderen Gruppe werden hingegen mit ausgebildeten Sinnes- und Bewegungsorganen, sowie mit bereits erregbarer Hirnrinde geboren (Rind,

---

[1]) Angeblich hat bereits Rouget dieselbe Beobachtung gemacht (vgl. Samaja, p. 107). — [2]) Man vergleiche die Beobachtung von Raehlmann (Arch. f. Physiol. 1877, S. 454; Zeitschr. f. Psychol. d. S. O. 2, 53, 1891), daß das Kind nach 5 Wochen beginnt die in der Nähe der Gesichtslinie befindlichen Objekte zu fixieren, aber erst im 5. Monate bewegte Gegenstände mit dem Blicke zu verfolgen. Ebenso weist Thiemisch (Zeitschr. f. klin. Med. 45, 226, 1902) darauf hin, daß gewisse corticale Koordinationsbewegungen am Kinde erst nach 3 bis 4 Monaten auftreten. (Vgl. auch W. Preyer, Die Seele des Kindes, 6. Aufl., von K. L. Schäfer. Leipzig 1905.)

Pferd, Meerschweinchen). Allerdings unterliegt die Hirnreife erheblichen Schwankungen bei den einzelnen Individuen (Bechterew) und wohl auch bei verschiedenen Rassen.

Aducco, Arch. ital. de biol. 1891, p. 1. — Bary, Arch. f. Psych. 1898, S. 341. — Bechterew, Neurol. Zentralbl. 1898, S. 148; Arch. slav. de biol. 1886, p. 191. — Crosnier de Varigny, Thèse de Paris 1884. — Fr. Franck u. Pitres, Leçons 1887, p. 359. — Kerber, Über d. Funktion d. Speicheldr. bei Brustkindern, D. J., Petersburg 1900; vgl. Bechterew, Arch. f. Physiol. 1902, S. 270. — Langlois u. Romme, Trib. méd. Paris 1889, p. 515, 534. — Lemoine, Thèse de Paris 1880. — Marcacci, Acad. Torino 1882; Arch. ital. de biol. 1882, p. 261. — Paneth, Pflügers Arch. **37**, 202, 1885. — Samaja, Trav. Genève 1903, p. 107. — Soltmann, Zentralbl. f. med. Wiss. 1875, S. 209; J. B. f. K. H. K. **9**, 106, 1876; **11**, 101, 1878. — Steiner, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1895, S. 301. — Tarchanoff, Rev. mens. de méd., St. Petersburg 1878.

2. Die Reizstellen für die Skelettmuskulatur.

A. Hund.

Die von der Hirnoberfläche auslösbaren Kontraktionen der Skelettmuskeln beschränken sich bei schwacher Reizung auf engbegrenzte Muskelgruppen, mitunter selbst auf einzelne Muskeln und auf Muskelpartien (Hitzig, G. A. **1**, 48, 92, 233; spezielle Untersuchungen von Paneth) der entgegengesetzten Körperhälfte. Auf stärkere Ströme treten zugleich andere, von den benachbarten Stellen isoliert erregbare Muskeln in Aktion, endlich auch solche der gleichen Seite (Hitzig, G. A. **1**, 17, Brown-Séquard, Lewaschew speziell für das Hinterbein — jedoch mit einer um 0,02 bis 0,04″ größeren Latenz, Fr. Franck u. Pitres, Novi und Grandis, fortbestehend nach Balkendurchschneidung, Wertheimer und Lepage). Hingegen ruft elektrische oder mechanische Reizung der Dura alsbald reflektorische Abwehrbewegungen, speziell auf derselben Seite hervor (Hitzig, G. A. **1**, 26, Bochefontaine, ev. auch einen epileptischen Anfall — Dupuy, Exner und Paneth). — Es erweist sich somit fast die gesamte Muskulatur in jeder der beiden Hemisphären vertreten, wenn auch im allgemeinen in ungleichem Maße, nämlich ganz vorwiegend die Muskulatur der Gegenseite. In gleichem Maße erscheinen gewisse Bewegungen der beiden Hälften der Zunge und des Mundes, die assoziierten Bewegungen beider Bulbi, endlich gewisse Bewegungen des Nackens und des Rumpfes repräsentiert.

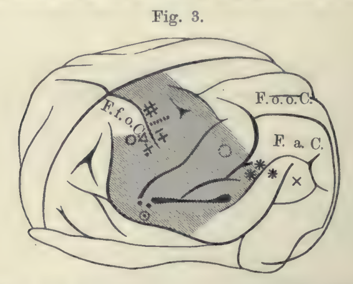
Die Ausdehnung der sogenannten erregbaren Zone, welche einen etwa Z-förmigen Haken bildet und den *Gyrus sigmoides posterior* mit dem lateralen Anteile des *Gyr. sigmoides ant.*, den *Gyrus coronalis* und *ectosylvius anterior* sowie deren Vereinigung, den *Gyr. compositus anterior*, umfaßt, und die Lage der von Hitzig (1870—1874) angegebenen Reizstellen oder „Zentren" im allgemeinen Sinne wird durch die nachstehende Figur für das Hundehirn veranschaulicht (vgl. Fig. 3).

Im Detail umfaßt die „erregbare Zone" zunächst das laterale Drittel oder die laterale Hälfte des *Gyr. sigmoides ant.*: ganz vorn an der medialen Grenze liegt hier eine Reizstelle für doppelseitige Hebung des Lides und Erweiterung der Pupille (Hitzig 1874 — nach Ferrier 1873 auch für Bewegungen des Kopfes und beider Augen), das frontale oder präzentrale oculomotorische Zentrum oder Blickzentrum. Dann folgt die Vertretung der

Muskulatur des Halses und Nackens sowie des Rumpfes. Der Übergang vom *Gyr. sigm. ant.* und *post.* stellt das Areal für Bewegungen des Vorderbeines dar, der vordere Teil gehört den Streckern zu, der hintere den Beugern [1]). Im *Gyr. sigm. post.* folgen von lateral medialwärts Reizstellen für gleichzeitige Bewegung beider Extremitäten der Gegenseite, für den Schwanz und das Gebiet für Bewegungen des Hinterbeines. Der *Gyr. coronalis* gehört dem Stirn- und Augenfacialis und den Augenmuskeln zu, speziell liegt hier Hitzigs Herd für Bewegung und Schutz des Auges, das coronale oder zentrale oculomotorische Zentrum. Hitzig erhielt von dieser Stelle aus Lidschluß auf der Gegenseite (bestätigt von Luciani u. Tamburini, Unverricht 1883, Paneth; Spezielles über das Rindenfeld des Orbic. oculi

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde des Hundes
(auf Grund der Effekte künstlicher Reizung — nach Hitzig).

Fig. 3.



Ausdehnung der erregbaren oder motorischen Zone schraffiert.
△ Hals-, Nacken- und Rumpfmuskulatur.
○ Hebung der Lider und Pupillendilatation (zugleich frontales Blickzentrum).
+ Extension und Adduktion des Vorderbeines.
+ Beugung und Rotation des Vorderbeines.
— Bewegung von Vorder- und Hinterbein.
-- Bewegung des Schwanzes.
Bewegungen des Hinterbeines.
◌ Kontraktion des *Orbicularis oculi* (Lidschluß und Hebung von Mundwinkel und Backe gegen das Auge) und Hebung oder Seitenwendung des Auges auf der Gegenseite, ev. in Form von zwei entgegengesetzten Ausschlägen — sog. Herd für Bewegung u. Schutz d. Auges, einseitig wirksames zentrales oculomotorisches Zentrum.
⊙ Vorstrecken der Zunge.
•• Kieferöffnung.
▬▬ Schluß der Kiefer, Retraktion der Mundwinkel und der Zunge.
* * * sowie × Ohrbewegungen.
F. f. o. C. Ferriers frontales oculomotorisches Zentrum oder präzentrales Blickzentrum (teilweise mit ○ zusammenfallend).
F. o. o. C. Ferriers occipitales oculomotorisches Zentrum oder Blickzentrum.
F. a. C. Ferriers auriculares Zentrum (Ohrbewegungen).

siehe bei Ziehen 1899) und (wenigstens scheinbar) einseitige Bewegungen des contralateralen Auges, speziell Hebung oder Abduktion, mitunter doppelschlägige Bewegung, bzw. Kontraktion jedes der vier Recti (Obliqui nicht untersucht); das gleichseitige Auge blieb dabei völlig ruhig. Die mitunter zu erhaltende doppelseitige Kontraktion des Orbicularis ist wahrscheinlich durch Mitreizung der Dura vorgetäuscht, welche durch einen Reflexbogen mit dem Lidschließer derselben Seite verknüpft ist (Exner und Paneth, vgl. Paneth 1885).

[1]) Nach kreuzweiser Verheilung der *Nervi radialis* und *medianus* (Flourens, Rawa, Zentralbl. f. med. Wiss. 1883, Arch. f. Physiol. 1885, S. 296) fand Stefani die Vorderbeinregion unerregbar, obwohl das Tier die zugehörige Pfote wieder isoliert und koordiniert zu gebrauchen vermochte. (Arch. f. Physiol. 1886, S. 488, auch Kennedy, Philos. Trans. **194**, 127, 1902.)

Die Kiefermuskeln (Öffner) und die Zunge sind im *Gyr. comp. ant.*, der Mundfacialis, sowie der Kieferschluß im *Gyr. ectosylv. ant.* vertreten. Vom hinteren Abschnitt desselben sowie vom Knickungswinkel des *Gyr. sylviacus* aus sind Ohrbewegungen zu erzielen (Hitzig, bestätigt von Bechterew 1887). — Die Reizstelle für die Schließbewegung des Unterkiefers mit Zurückziehen der Mundwinkel, andeutungsweise auch jene für Öffnung des Kiefers, für Bewegung des Ohres (in die *Pars media* des *Gyr. ectosylv.* verlegt, auf Fig. 3 mit *F. a. C.* bezeichnet) und für Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite (in die mittlere Partie des *Gyr. suprasylv. post.* verlegt, auf Fig. 3 mit *F. o. o. C.* bezeichnet), sind von Ferrier (1873 und später) aufgefunden worden, eine Reizstelle für Kaubewegungen von Wundt (1873). Genauere Daten gaben dann Hitzig (1874), sowie Bechterew (1900), Ostankow und Trapeznikow, welche speziell das Schluckzentrum im Basalteile des *Gyr. comp. ant.* (bzw. am Übergang in den *Gyr. ectosylv. ant.* und *sylv. ant.*) bestimmten. Von derselben Gegend aus war Kontraktion der Lippen auf der Gegenseite und Zungenbewegung zu erhalten. Bezüglich der Zentren für Extremitäten und Gesicht wurden Hitzigs Angaben im wesentlichen durch Ferrier (1873) bestätigt, ebenso durch Carville u. Duret (1874), Albertoni u. Michieli (1876), Balogh, Luciani u. Tamburini (1878), welch letztere sich für eine recht variable Lage der motorischen Zentren [1]) aussprachen und die Hinterbeinarea feiner zergliederten, endlich Paneth (1885), der die Lokalisation für zahlreiche Einzelmuskeln bestimmte. — Andere Ergebnisse Ferriers, speziell betreffs einer viel größeren Ausdehnung der erregbaren Zone, waren — wie Hitzig zeigte — durch Verwendung zu starker faradischer Ströme vorgetäuscht.

Baginsky (u. H. Munk), Neurol. Zentralbl. 1890, S. 458; Arch. f. Psychiat. 1891, S. 227. — Balogh, Sitzungsber. d. ung. Akad. **8**. — Bechterew u. Ostankow, Neur. Wiestnik 1896, und Bechterew, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl. S. 145. — Derselbe, Russ. Arch. f Psychiat. 1887; Arch. slav. de biol. 1887; Neurol. Zentralbl. 1889, S. 518. — H. Berger, Monatsschr. f. Psychiat. **9**, 185, 1901. — Bessau, Pupille im Schlaf, D. J., Königsberg 1879. — Bochefontaine, Arch. de physiol. 1876, p. 140. — Derselbe, Compt. rend. **83**, 397, 1876. — R. du Bois-Reymond u. Silex, Arch. f. Physiol. 1899, S. 174. — Braunstein, Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung. Wiesbaden 1894. — Brokaert, Fland. méd. **11**, 769, 1895. — Brown-Séquard, Compt. rend. **94**, 1285, 1882. — Danillo, Wratsch 1887, 1888, Nr. 41, 48. — Dupuy, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 274. — Duret, ebenda 1877 und Étud. éxp. Paris 1878. — Exner u. Paneth, Pflügers Arch. **41**, 349, 1887. — Ferrier, Functions of the brain, 1. ed. 1876, 2. ed. 1886, London; On cerebral localisation. London 1890. D. Übers. von Weiß, Wien 1892. — Fr. Franck u. Pitres, Arch. de physiol. 1883 (2), p. 1 u. 1885, p. 149; u. Trav. Marey 1878—79, p. 413. — Grünhagen, Berl. klin. Wochenschr. 1870, S. 210 u. 649. — Hensen u. Völkers, Arch. f. Ophth. **24** (1), 23, 1878. — Hitzig, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, S. 548 (vgl. G. A. **1**, 80). — Imamura, Pflügers Arch. **100**, 506, 1903. — Katschanowski, Med. J. B., Wien 1885, S. 445. — Keller, Arch. f. Anat. 1901, S. 177. — Klemperer, Arch. f. Lar. 1894, S. 329, 1897. — H. Krause, Arch. f. Physiol. 1884, S. 203; Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1883, S. 1121; Berl. klin. Wochenschr. 1890, S. 81, 100; Zentralbl. f. Lar. 1890, S. 381;

[1]) Die von Bochefontaine (Arch. de physiol. 1883, p. 28) und Negro (Arch. ital. d. biol. **11**, 212, 1889) beschriebene Verschiebung der Reizstellen im Laufe des Versuches ist als Effekt der lokalen Ermüdung und der oben geschilderten regionalen Abstufung der Erregbarkeit ganz verständlich.

Brit. med. Journ. 1890, p. 123. — Kusick, Cort. Innerv. der Rumpfmuskulatur, D. J., Dorpat 1890; vgl. Unverricht, Neurol. Zentralbl. 1890, S. 483, 524. — Larionow u. Bechterew, Arch. f. Physiol. 1899, Suppl. S. 400; Pflügers Arch. **76**, 608, 1899. — Levinsohn, Arch. f. Physiol. 1902, S. 557; Ztschr. f. Augk. **8**, H. 5, 1903. — Lewaschew, Pflügers Arch. **36**, 279, 1885. — Luciani u. Tamburini, Sulle funzione del cervello, Reggio-Emilia 1878; vgl. Luciani, Lo sperim. **37**, 136, 1876. — Dieselben, Centri psicosensori corticali. ibid. 1879. — Luciani u. Seppilli, Die Funktions-Lokalisation auf der Großhirnrinde, 1885, D. Übers., Leipzig 1886. — Masini, Centri della laringe. Firenze 1887; Atti Ac. Torino 1888. — Mislawski, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 214; Journ. of Physiol. **29**, 15, 1903. — Derselbe, Compt. rend. soc. biol. 1902, p. 841. — H. Munk, Über die Funktionen der Großhirnrinde. Ges. Mitteilungen. 1. A. 1880, 2. A. 1890. Berlin. — Novi u. Grandis, Riv. sperim. fren. 1888, p. 261. — Obregia, Arch. f. Physiol. 1890, S. 260 (vgl. H. Munk, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1890, S. 53, G. M. **11**). — Paneth, Pflügers Arch. **37**, 523, 1885. — Parsons, Journ. of Physiol. **26**, 366, 1901. — Rothmann, Neurol. Zentralbl. 1896, S. 1105. — R. Russell, Journ. of Physiol. **17**, 1 und 378, 1894. — Derselbe, Proc. Roy. Soc. 1894, p. 237 (Larynx). — Semon u. Horsley, Br. med. Journ. 1889, p. 1383, 1890, p. 175; Berl. klin. Wochenschr. 1890, S. 82, 355; Zentralbl. f. Lar. 1890, S. 389; P. R. S. **48**, 341, 1890; Ann. de mal. d'oreille (mit Garel) 1890; Phil. Trans. **181** B, 187, 1891. Vgl. Semon, Handb. d. Lar. Teil I, S. 261. — Sterling, Arch. f. Physiol. 1903, S. 487. — Stewart, Zentralbl. f. Physiol. 1901, S. 617. — Totti, Zentralbl. f. Lar. 1895, S. 363. — Trapeznikow, Über d. zentr. Innervation des Schluckens, D. J., Petersburg 1897. — Unverricht, Arch. f. Psychiat. **14**, 193, 1883. Derselbe, Ges. Abh. d. med. Klin. zu Dorpat, Wiesbaden 1893. — H. Werner, Neurol. Zentralbl. 1890, Nr. 16 u. 17; Allg. Z. f. Psychiat. **52**, 134, 1895. — Wertheimer u. Lepage, Arch. de physiol. 1897, p. 168. — W. Wundt, Grundzüge d. physiol. Psychol. 1873, 1. A., S. 168, Anm. 2. — Ziehen, Arch. f. Psychiat. 1899, S. 158.

Bezüglich Rumpfmuskulatur.

Über die Zentren der Muskulatur des Nackens, des Halses und des Rumpfes[1]) (ferner des Schwanzes und besonders der Ohrbewegung) hatte schon Hitzig (G. A. **1**, 50) bemerkt, daß die bezüglichen Reizerfolge in der Gegend von Δ, der Mitte des *Gyr. sigm. ant.*, nicht ganz konstant und nicht selten erst auf stärkere Reize zu erhalten sind. Dabei ist zum Teil allerdings der Umstand zu berücksichtigen, daß zur Bewegung relativ großer Massen, wie Kopf und Rumpf, ein höherer Kraftaufwand erforderlich ist — ein Hindernis, welches durch Beobachtung der freigelegten Muskeln selbst vermieden wird (Hitzig, H. Munk). — Die Reizstelle für die Rumpfmuskulatur am Hundehirn wurde von H. Munk (G. M. **11**, 159 bis 169, 1882) im Gegensatze zu Hitzig in den Stirnlappen, bzw. vor die *Fissura supraorbitalis* verlegt; er sowie Rothmann erhielten von dort aus Bewegungen der Rumpfmuskeln, und zwar von der oberen, konvexen Fläche solche der Rücken-Lendenwirbelsäule, von der unteren, basalen Fläche Kontraktion der Bauchmuskeln — allerdings nur bei Anwendung starker faradischer Ströme, während galvanische ohne Wirkung blieben. (H. Werner verlegte das [frontale] Nackenzentrum im wesentlichen vor die *Fiss. supraorbitalis*). Hitzig hatte jene kleine Hirnpartie bei gelungener Isolation selbst für sehr starke Ströme unerregbar befunden; bei nicht vollkommener Isolierung blieben schwache Ströme unwirksam, bei starker Reizung traten durch Schleifen nach den

[1]) Bei faradischer Reizung medial vom Zeichen Δ wurde bei der Katze Kontraktion der Bauchmuskulatur beobachtet (Keller).

hinteren Zentren und nach der Dura hin sehr verschiedene Bewegungen ein. Auch Ferrier (Lokalis. Übers., S. 164) erhielt bei seinen späteren Versuchen vom *Lobus praefrontalis* aus keine Bewegungseffekte, speziell keine solchen in der Rumpfmuskulatur (letzteres bestätigt von H. Werner). — Unverricht und Kusick, desgleichen H. Werner, ebenso Mann bei der Katze, sahen bei Reizung einer Stelle zwischen den Zentren für die vordere und die hintere Extremität (bzw. von der lateralen Endpartie des *Gyr. sigm. post.* aus) Nacken- und Rumpfbewegungen, Rothmann erwies jedoch diese Effekte als rein passiv, bedingt durch die Kontraktion der Schulter- und Hüftmuskulatur: nach Durchschneidung des Rückenmarks in der Höhe des letzten Brustwirbels kommen sie nämlich in Wegfall.

Bezüglich Augen- und Kopfbewegungen.

Bereits die allerdings nicht reinen Befunde Ferriers (1873) lassen immerhin darauf schließen, daß neben dem von Hitzig entdeckten zentralen oder coronalen oculomotorischen Zentrum für (wenigstens scheinbar) isolierte Bewegungen des kontralateralen Auges noch zwei (bzw. drei, siehe unten) weitere Reizstellen für Augenbewegungen existieren, jedoch für assoziierte Bewegungen beider Bulbi, sowie für Kopfbewegungen, nämlich ein frontales oder präzentrales oculomotorisches Zentrum (auf Fig. 3 mit *F. f. o. C.* bezeichnet) im *Gyr. sigm. ant.*, von dem aus Hitzig 1874 Lid- und Pupillenbewegung erzielte, und ein occipitales, welches Ferrier in die *Pars media* des *Gyr. suprasylvius* verlegte. Hitzig erhielt 1874 (G. A. 1, 80) vom hinteren Anteil des Gehirns aus Verengerung der Pupille der Gegenseite und nur selten, bei sehr starken Strömen, Kopfbewegung. (Dilatation bei Hund und Katze, vermindert fortbestehend nach Durchschneidung des Vagus bzw. Sympathicus, des Halsmarkes oder der Medulla hinter den Vierhügeln oder Exzision des *Ganglion cerv. sup.*, ausfallend nach Durchschneidung des Oculimotorius — Bochefontaine, Grünhagen, Bessau, Mislawsky, Braunstein, Stewart, Parsons, Levinsohn; Katschanowski — contra.)

Spätere Untersucher bestätigten das Bestehen einer frontalen oder präzentralen Reizstelle für assoziierte Bewegungen beider Augen, also eines Blickzentrums in Verbindung mit Kopfbewegungen. Katschanowski erhielt bei elektrischer wie mechanischer Reizung der genannten Region Öffnung der Lidspalte, Pupillenerweiterung und Wendung der Augen nach der Gegenseite. Bechterew erzielte medial nur Kopfbewegung, dann solche von Kopf und Augen, lateral nur Wendung der Augen nach der Gegenseite. R. du Bois-Reymond und Silex fanden keine solche Gesetzmäßigkeit bezüglich der assoziierten Kopf- und Augenbewegungen (vgl. Beevor und Horsley, sowie Mott am Affen). — R. Russel gelang es, nach vorausgeschickter Durchtrennung der Seitenwender auch reine Hebung und Senkung von dieser Region aus zu erhalten. Sterling endlich gibt als genauere Reizstelle für Lidöffnung und Augenwendung nach der Gegenseite die Mitte im medialen Rande des *Gyr. sigm. ant.* an (Imamura die Grenze zwischen innerem und mittlerem Drittel), bei stärkerer Reizung tritt gleichsinnige Kopfwendung dazu; am neugeborenen Hunde erhielt er Nackenbewegung auf Reizung schon vom 8. Tage ab, Augenbewegung erst vom 21. Tage ab. — Auf den analogen Befund eines frontalen oder präzentralen Augenfeldes beim Affen sei bereits hier hingewiesen.

Mit dem (wenigstens scheinbar) einseitig wirksamen zentralen oder coronalen oculomotorischen Zentrum haben sich nach Hitzig erst wieder R. du Bois-Reymond und Silex beschäftigt. Sie erhielten relativ kleine Bewegungen, zumeist Abduktion oder Senkung, doch ließen sich keine gesonderten Reizstellen für die einzelnen Augenmuskeln abgrenzen. — Hingegen wurden bezüglich des occipitalen Blickzentrums für assoziierte Bewegungen beider Augen zahlreiche weitere Erfahrungen gewonnen [1]). In Bestätigung von Ferriers nur andeutungsweiser Angabe erhielten Carville u. Duret, Luciani u. Tamburini, ebenso Unverricht (1883) beim Hunde Wendung der Augen nach der Gegenseite, wenn sie die hintere Partie des Gehirns reizten. Auch Bechterew (1886, 1889) machte diesen Befund (zudem Erweiterung der Pupille) und stellte zugleich fest, daß dieser Effekt nach Unterschneidung der Rinde ausfällt, was bereits gegen eine durch sogenannte Assoziationsfasern vermittelte Erregung der vorderen oculomotorischen Zentren spricht. Dieser Schluß wurde seitens Danillo durch die Beobachtung erhärtet, daß Reizung des bloßgelegten Occipitalmarkes an neugeborenen Hunden und Katzen, deren Rinde unerregbar war, noch contralaterale Seitenwendung ergab, wenn der hintere Hirnteil durch tiefe Einschnitte vom vorderen getrennt war (ebenso beim Affen nach Schäfer). In analoger Weise fanden Rosenbach u. Bechterew die Reizbarkeit von Rinde und Marklager erhalten nach Zerstörung der Zentralregion beiderseits, den Reizeffekt hingegen verschwunden nach horizontaler Unterschneidung, endlich die Exstirpation des Occipitalhirns ohne Einfluß auf den Erfolg frontaler Reizung. Diese Angaben wurden durch Munk (G. M. **16**) und Obregia, ebenso von H. Berger in eingehenden Versuchen bestätigt und erweitert. Innerhalb der Munkschen Sehsphäre, d. h. innerhalb der äußeren zwei Urwindungen war die Reizung erfolgreich, auch nach Anlegung eines den Ventrikel eröffnenden Frontralschnittes an der vorderen Grenze jener Region und nach Durchtrennung des Balkens — ebenso nach Abtragung beider Occipitallappen oder nach Bloßlegung des Markes, dessen Reizung stärkere Ströme erforderte. Nach horizontaler Unterschneidung fiel der Effekt aus. Wurde innerhalb des bezeichneten Areals mehr vorn gereizt, so trat neben contralateraler Seitenwendung noch Senkung ein (d. h. wenn der Hund fixierte — hingegen Konvergenz, wenn der Hund nicht gerade fixierte), wenn mehr hinten und lateral, so neben Seitenwendung relativ starke Hebung: die Bewegungen der Lider und der Pupille (Parsons, Levinsohn, Erweiterung), gelegentlich auch des Kopfes waren inkonstant. Reizung des Zentrums jener Region ergab scheinbar ungleichmäßige Bewegung beider Augen, sogar Bewegungslosigkeit — wenn der Hund gerade fixierte. — All diese Beobachtungen erweisen eine direkte Verbindung des Occipitalhirns mit subcorticalen Zentren durch Radiär- oder Stabkranzfasern und damit die Existenz eines selbständigen occipitalen Augenbewegungszentrums. Seine genaue Lokalisation ist jedoch meines Erachtens als noch nicht definitiv entschieden zu betrachten, zumal da die mediale Fläche des Hinterhauptslappens, auf welcher Schäfer beim Affen den Reizfocus fand, beim Hunde meines Wissens

[1]) Eine Zusammenstellung siehe bei Grewer, Verl. d. Ärztl. Ver. der Petersburger Nervenklinik 1897. Vgl. auch Roux, Arch. de neurol. 1899, p. 177 und H. Berger, Monatsschr. f. Psychiat. **9**, H. 3, 1901.

noch nicht untersucht ist. Während der Rindenexstirpation in dieser Gegend beobachtete ich Augenbewegungen, speziell starke Senkung, ebenso Pupillenerweiterung.

Nachdem zuerst Ferrier (1874 — ebenso Luciani und Tamburini, Schäfer, Beevor und Horsley) am Affen von der ersten Schläfenwindung aus Aufrichten des contralateralen Ohres und zugleich Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite sowie Pupillenkontraktion erhalten hatte, beschrieben Hensen u. Völkers Augenbewegungen, speziell auch isolierte Kontraktion des *Obliquus inferior* derselben Seite, bei Reizung des Schläfenlappens am Hunde; ebenso Arloing Bewegungen der Lider. Auch Baginsky und H. Munk, ebenso Larionow u. Bechterew fanden, daß Reizung der vorderen Hälfte des *Gyr. comp. post.* neben Ohrbewegung auch Öffnung der Lider und Seitenwendung der Augen zur Folge hat. Hieraus, noch mehr aber aus den Befunden am Affen, dürfte zu schließen sein, daß neben dem einseitig wirksamen zentralen Augenfocus, neben dem präzentralen und dem occipitalen Blickzentrum noch eine vierte oculomotorische Reizstelle, ein drittes und zwar temporales Blickzentrum besteht. — Über die Augen- und Kopfbewegungen bei Reizung des Kleinhirns, des Labyrinths und der Vestibularleitung siehe später.

Bezüglich Kehlkopfmuskulatur.

Nachdem Ferrier (1873) am Hunde durch starke faradische Reizung, Duret (1877) durch mechanische Reizung des *Gyr. comp. ant.* (und zwar der Übergangsstelle des *Gyr. ectosylv. ant.* und *sylv. ant.*) mitunter Bellen erhalten hatten (Fr. Franck contra), gelang es H. Krause sowie Semon u. Horsley, vom vorderen Teil des *Gyr. comp. ant.* aus, speziell von der Übergangsstelle des *Gyr. sigm. ant.* und des *Gyr. coronalis* — etwa wo Hitzigs Focus für Kieferöffnung gelegen ist (siehe Fig. 3), zunächst Adduktion beider Stimmbänder zu erhalten. Bei stärkeren Strömen erfolgt Mitbewegung von Zunge und Gaumen — weiter lateral ist Kieferbewegung bzw. Kontraktion der vorderen Halsmuskeln auszulösen (vgl. Hitzig). Jener Befund wurde von Masini, Russell, Totti, Klemperer, Mislawsky und Ivanow bestätigt. Von einer benachbarten Stelle aus läßt sich Abduktion der Stimmbänder bei Hund und Katze erzielen (I. Brokaert, Klemperer und Russel).

B. Niedere Wirbeltiere.

Reizversuche am Gehirn der Katze, welches bis auf die noch geringere Ausbildung des Stirnhirns und die Neigung zu Anastomosenbildung (speziell sogenannte Katzenwindung Meynerts zwischen *Gyr. ectosylv.* und *sylv. med.*) dem Hundehirn sehr ähnlich ist, haben ganz analoge Resultate ergeben (Ferrier 1873, mehrfach berichtigt von Hitzig 1874; Luciani und Tamburini 1878; Steiner bestätigt Ferrier bez. Augenbewegungen vom Occipitalhirn aus; Herrick 1893, Mann). Dasselbe gilt vom Schakal (Ferrier 1874).

Am Schaf, als Vertreter der Ungulaten, beschrieb Marcacci Zentren für Vorderbein, Nacken, Facialis und Kaubewegung. Ziehen lokalisierte genauer, und zwar isolierte Bewegung des Vorderbeins lateral vom *Sulc. cruc.*, kombiniert mit Bewegung des Hinterbeins vom *Gyr. sigm. post.* aus. Lateral vom *Sulc. coron.* wurden Bewegungen von Kopf und Schulter, noch weiter lateral bis einschließlich des *Gyr. ectosylv. ant.* Kontraktionen im Gebiete des Augen-, Mund- und Ohrfacialis, mitunter Zungenvorstrecken, Kaubewegung und Speichelfluß erhalten.

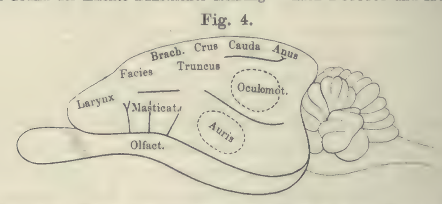
Bei den Insectivoren und Nagern tritt an die Stelle der mehr transversalen Anordnung der Zentra, welche von den Carnivoren bis zu den Primaten hinauf immer deutlicher wird, eine mehr longitudinale — speziell liegt das Orbicularis-zentrum relativ weit hinten (Ziehen). Beim Igel fand Mann das Vorderbein-zentrum vor der Hinterbeinarea gelegen, nach Ziehen (1897) schiebt sich zwischen beide die Reizstelle für Zunge, Schnauze, Schluckakt; zu vorderst liegt jene für den Kopf.

Von der Hirnrinde der wachen Fledermaus (nicht so der winterschlafenden) ist durch chemische Reizung mit Kreatin ein Lokomotionsanfall, durch elektrische sind epileptische Krämpfe auslösbar, mechanische Reizung bleibt ohne Effekt (Merzbacher).

Besonders reich sind die Beobachtungen an Nagern. Nachdem Hitzig (1870) das Kaninchenhirn überhaupt erregbar befunden hatte, gab Ferrier (1874) folgendes Lokalisationsschema, welches die folgenden Untersucher (speziell Braun, Glicky, welcher die reizbaren Fasern bis in den Hirnschenkel hinab verfolgte; Albertoni und Michieli, Luciani und Tamburini, Fürstner, Mann, W. Mills, Herrick 1898) im wesentlichen bestätigten (vgl. Fig. 4).

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde des Kaninchens
(auf Grund der Effekte künstlicher Reizung — nach Ferrier und Mann).

Fig. 4.



Beim Kaninchen, wie überhaupt bei niederen Säugern und bei Vögeln, ist der Bewegungseffekt sehr häufig ein doppelseitiger, und zwar auch nach Durchtrennung des Balkens oder nach Abtragen der anderen Hemisphäre (Exner; nach Brown-Séquard abhängig von der Lage des Tieres; Wertheimer und Lepage). Nach W. Mills sind keine isolierten Hinterbeinbewegungen zu erhalten. — Etwas nach hinten von der bei Ferrier angegebenen Reizstelle für Mundöffnung und Zungenbewegung (bestätigt von Knoll), nämlich lateral und hinten vom *Tractus olfactorius* ist eine Reihe von bilateralen Kaubewegungen, gefolgt von einer Schluckbewegung, auszulösen (Gad, gegenüber Fürstners Angabe als sehr verbreiteter Effekt; bestätigt von Réthi, Carpenter, Economo). — Augenwendung nach der Gegenseite bei Reizung des hinteren Hirnabschnittes wurde nach Ferrier von Knoll (auch bei mechanischer Reizung), Szigéthy und speziell Steiner beobachtet, welcher diesen Effekt auch nach Anlegung eines Frontalschnittes hinter der Extremitätenregion erhielt und ein von der Sehsphäre direkt absteigendes Stabkranzbündel vermutete. Von derselben Gegend aus ist auch doppelseitige Pupillenerweiterung auszulösen (Mislawsky), nach Piltz auch kontralaterale Pupillenverengerung. Die früher genannten Autoren erzielten auch gleich Ferrier und Bechterew (1887) Ohrbewegung von der Schläfenregion aus. In der Gegend des Mundfacialis ist Adduktion beider Stimmbänder zu erhalten (Semon und Horsley), vom *Lobus hippocampi* aus doppelseitige Schnüffelbewegung (Ferrier). Sehr ähnlich ist die Anordnung der Reizstellen bei Meerschweinchen und Ratte (Ferrier 1874, Tarchanoff, Herrick 1878).

Bezüglich der Rindenfelder der Marsupialier, speziell des Opossum (*Didelphys virginiana*) gab Ziehen (1897) folgende Gruppierung an, längs der Mantelkante von vorn weit nach hinten: Hinterbein, Vorderbein, Mundfacialis. Hingegen fand Cunningham ähnliche Verhältnisse wie beim Igel. Es folgen hinter der Stirnfurche α von oben nach unten und hinten die Reizstellen für Schulter und Vorderextremität, Zehenbewegung, Facialis beider Seiten (zugleich Verlang-

samung der Respiration). Eine Hinterbeinregion scheint zu fehlen, die Schläfengegend gibt Ohrbewegung auf der Gegenseite, das Occipitalhirn keine Augenbewegungen.

Die Monotremen, speziell das Schnabeltier (Ornithorhynchus) zeigen gleichfalls wohlcharakterisierte Rindenzentren (Martin). Vorn an der Konvexität, wo sich die longitudinalen Venen vereinigen, liegt die Reizstelle für Bewegung der Schulter und des Vorderbeins der Gegenseite; das Hinterbein und der Schwanz scheinen einer corticalen Vertretung zu entbehren. Medial davon ist Zurückziehen des Kopfes, lateral Kopfwendung nach der Gegenseite (Panniculusmuskel), dann Öffnen der kontralateralen Lider, von der hinteren Hirnpartie aus Schluß der Lider auf der anderen Seite zu erhalten.

Für Vögel und Amphibien wird die künstliche Erregbarkeit der Hirnrinde von manchen Untersuchern überhaupt bestritten. An ungefesselten Tauben sah Bickel weder bei chemischer noch bei galvanischer oder faradischer Reizung mittels eingesetzter Elektroden Bewegungseffekte oder Krämpfe. An den Hemisphären des Frosches bleiben nach Guttmann, Heubel, Fr. Franck und Pitres, Bickel, Verworn, Samaja die verschiedensten Reize ohne direkte motorische Wirkungen. — Andere Autoren hingegen erhielten positive Effekte, sogar mit distinkten Reizstellen. Nachdem bereits Ferrier (1874), Steiner, W. Mills, Boyce bei der Taube kontralaterale Pupillenverengerung und Wendung des Kopfes nach der Gegenseite von der occipitalen Hirnpartie aus erhalten hatten, vermochte Kalischer diesen Befund für Taube, Huhn, Ente und Papagei zu bestätigen und zudem vorn und medial an der Hemisphäre zunächst Flügelbewegung, dahinter isolierte Fuß- und Zehenbewegung [1]), hierauf Augenschluß zu erhalten (vgl. Steiner). Lateral von den genannten drei Reizstellen liegt eine solche für Bewegungen von Zunge und Kiefer, Öffnen und Schließen des Schnabels.

Für Frosch und Fische hatte bereits Ferrier gekreuzte Reizeffekte angegeben, am Frosch erhielt dann Langendorff (zum Teil mit Krawzoff, ebenso Wilson) vom parietalen Teile des Hemisphärium und zwar mit erheblich größerer Latenz als vom Rückenmark aus, Bewegungen, Lapinsky sah Krampfwirkungen durch Kreatin. Auf eine lokale Änderung der Reflexerregbarkeit des Froschgroßhirns, speziell des Atemapparates, weist die Beobachtung Baglionis hin: 15 bis 25 Minuten nach Betupfen der hinteren dorsolateralen Partie gibt das Tier auf Hautreizung einen eigentümlichen Stimmlaut, sogenannte Katzenstimme von sich, ein Verhalten, das durch 15 bis 25 Minuten andauert.

Albertoni u. Michieli, Lo sperim. **37**, 136, 1876. — Baglioni, Zentralbl. f. Phys. 1900, S. 97. — Bickel, Pflügers Arch. **72**, 190, 1898. — Boyce, Physiol.-Kongr. zu Cambridge 1898. — Braun, Eckhards Beitr. **7** (1874). — Brown-Séquarn, Compt. rend. **94**, 1285, 1882; **96**, 269, 506, 1883; **108**, 1577, 1889. — Carpenter, Zentralbl. f. Phys. 1895, S. 337. — Cunningham, Journ. of. phys. **22**, 264, 1898. — Economo, Pflügers Arch. **91**, 629, 1902. — Exner, Sitzungsber. d. W. Ak. **84**, 185, 1881; Pflügers Arch. **41**, 349, 1887. — Fr. Franck u. Pitres, Arch. de physiol. 1883, p. 6. — Fürstner, Arch. f. Psychiat. **6**, 719, 1876. — Gad, Arch. f. Physiol. 1891, S. 541. — Guttmann, ebenda 1866, S. 134. — Herrick, Journ. of comp. neur. **5** (2), 190, 1893. — Derselbe, ebenda **7**, 92, 1898. — Heubel, Pflügers Arch. **9**, 263, 1874. — Kalischer, Fortschritte d. Med. 1900, S. 641; Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1901, S. 428. — Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. **94** (3), 1886. — Langendorff, Zentralbl. f. med. Wissensch. 1876, S. 945; Arch. f. Physiol. 1879, S. 90. Vgl. auch Krawzoff, Die motorische Wirksamkeit des Froschgehirns. D. J. Königsberg 1879. — Lapinsky, Pflügers Arch. **74**, 47, 1899. — Mann, Journ. of Anat. and Physiol. **30**, 1, 1895. — Marcacci, Rend. Ist. Siena **2**, 71, 1876 und Arch. pour les mal. nerv. 1877. — Martin, Journ. of Physiol. **23**, 383, 1897. — Merzbacher, Pflügers Arch. **96**, 572, 1903. — W. Mills, Br. Med. Journ. 1897, p. 1485; Trans. Roy. Soc. Canada **2** (1896—97). —

[1]) Bereits Brown-Séquard (Compt. rend. **96**, 269, 506, 1883) hatte doppelseitige Bewegungseffekte verzeichnet.

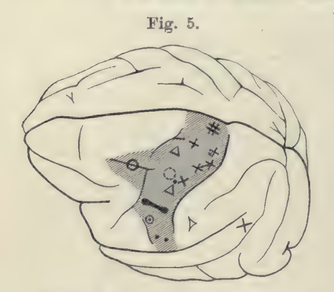
Mislawsky, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 214 — Piltz, Neurol. Zentralbl. 1899, S. 875. — Réthi, Sitzungsber. d. Wiener Akad. **102**, 359, 1893. — Samaja, Trav. Genève 1903, p. 49. — Semon und Horsley, Br. med. Journ. 1889, p. 1383. — Steiner, Pflügers Arch. **50**, 603, 1891. — Szigéthy, Sitzungsber. d. ung. Akad. 1887. — Verworn, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl., S. 105. — Wertheimer und Lepage, Arch. de physiol. 1897, p. 168. — Wilson, Journ. of Physiol. **11**, p. 504, 1890. — Ziehen, Arch. f. Physiol. 1899, S. 169; Zentralbl. f. Physiol. 1897, S. 457.

C. Affe.

Von besonderem Interesse, schon wegen der praktischen Analogie zum Menschen, sind die am Affenhirn erzielten Reizeffekte. Die älteren Experimente betreffen das Verhalten in der Familie der schmalnasigen Cercopitheciden oder Meerkatzen. In neuerer Zeit wurden auch die anthropoiden Affen untersucht.

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde von *Innuus rhesus*
(auf Grund der Effekte künstlicher Reizung — nach Hitzig).

Fig. 5.



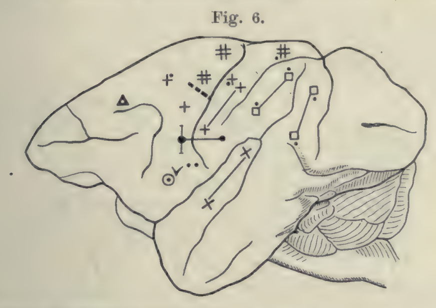
Hintere Extremität.
+ Beugung u. Rotation der vorderen Extremität.
+ Extension und Adduktion der vorderen Extremität.
Δ Kopfwendung nach der Seite der Reizung (oberer zentraler Kopffocus).
+——+ Fingerbewegung.
◌ Lid.
○ Wendung des Kopfes nach der Gegenseite (präzentraler Kopffocus).
×, ., Δ Zurückziehen des Ohres und Hebung des Kopfes (zentrales auriculomotorisches Zentrum, unterer zentraler Kopffocus).
⊙ Vorstrecken der Zunge.
——● Schluß der Kiefer, Retraktion der Mundwinkel und der Zunge.
.. Kieferöffnung.
× Ohrbewegungen (temporales auriculomotorisches Zentrum).

Zuerst fand Hitzig (1874, G. A. **1**, Nr. VIII, S. 170) am *Innuus rhesus* mittels galvanischer und faradischer Reizung eine erregbare, auf die Skelettmuskulatur wirksame Zone, welche die vordere Zentralwindung und eine relativ kleine angrenzende Partie des Stirnhirns vor dem *Sulcus praecentralis* umfaßt (vgl. Fig 5). Innerhalb dieses Gebietes ergab sich eine sehr scharfe Lokalisation. In der vorderen Zentralwindung sind an relativ eng umschriebenen Stellen von maximaler Erregbarkeit, an sog. Foci, bereits sämtliche Muskeln der Extremitäten und des Kopfes vertreten, darunter auch die Fingermuskeln (von späteren Untersuchern mehrfach irrtümlicherweise in die hintere Zentralwindung verlegt). Die allgemeine Reihenfolge von oben nach unten lautet: hintere, vordere Extremität, Kopf, Lid (vermutlich auch Auge), Ohr (dazu Kopf, bestätigt von Bechterew, 1898), Mundfacialis, Zunge, Kieferöffnung; die letzteren drei Effekte doppelseitig, die erstgenannten nur auf der Gegenseite. — Besonders hervorgehoben sei der Nachweis eines Zentrums für Wendung des Kopfes nach der Seite der Reizung. Dieser obere zentrale Kopffocus findet sich vorn an der Grenze zwischen oberem und mittlerem Drittel der vorderen Zentralwindung — gleich lateral davon liegt die Reizstelle für kontralateralen Lidschluß und vermutlich für isolierte Bewegungen des Auges der Gegenseite (zentrales oculomotorisches Zentrum — noch nicht untersucht!). — In der angrenzenden Partie des Stirnhirns, vor dem *Sulcus praecentralis*, liegt in mittlerer Höhe ein weiterer Focus für

Wendung des Kopfes (und der Augen), und zwar für Wendung nach der Gegenseite sowie für doppelseitige Kontraktion des Orbicularis (präzentraler Kopffocus, präzentrales Blickzentrum nach Ferrier). Etwas lateral und nach hinten vom oberen zentralen Kopffocus liegt ein zweiter, der untere, für Hebung des Kopfes und für Zurückziehen des Ohres (zentrales auriculomotorisches Zentrum). Von der hinteren Zentralwindung ist nach Hitzig nur der oberste Teil noch relativ leicht reizbar, sonst aber bleibt schwache Reizung der Parietalregion wie des Stirnlappens ohne Bewegungseffekt. In der Umgebung des Endes der *Fissura sylvii* traten wiederum Ohrbewegungen auf, jedoch nur bei Anwendung stärkerer Ströme (temporales auriculomotorisches Zentrum). Auf Grund dieser Befunde bezeichnete Hitzig am Affen-

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde von *Macacus*
(auf Grund der Effekte künstlicher Reizung — nach Ferrier).

Fig. 6.



Vorwärtsbewegung der Hinterextremität wie zum Gehen.
Beugung der Hinterextremität.
Bewegung der Hinterextremität und des Schwanzes.
+ Vorwärtsstreckung der Vorderextremität.
+ Adduktion des Armes u. Pronation der Hand.
+ Flexion und Supination des Vorderarmes.
+ Flexion der Finger.
Δ Öffnung der Lider, Pupillendilatation, Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite (präzentrales Blickzentrum).

Mundfacialis.
⊙ Vorstrecken der Zunge.
·· Kieferöffnung.
× Aufrichten des Ohres der Gegenseite, Pupillendilatation, Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite (temporales Blickzentrum).
Hebung der Augen, Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite.
Senkung der Augen, Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite.

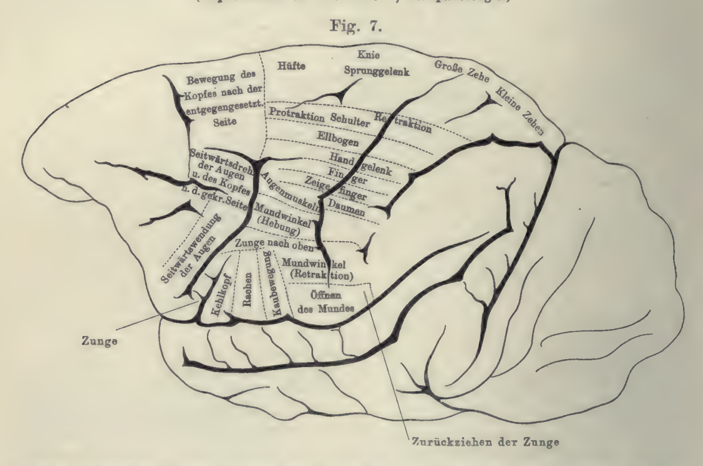
hirn die vordere Zentralwindung mit der angrenzenden Stirnhirnpartie (nicht auch die hintere Zentralwindung) bezüglich ihrer motorischen Wirksamkeit als zusammenfassendes Analogon der Zentralregion des Hundehirns, welche in die *Gyri sigm. post.* und *ant.* (*pars lat.*), *coronalis*, *compos. ant.* und *ectosylv. ant.* gegliedert erscheint. Allerdings ist hierbei die wenigstens beim Menschen stark variierende Lage der *Fiss. Rolandi* mit zu berücksichtigen.

Fast zu gleicher Zeit wie Hitzig kam Ferrier, welcher ausschließlich die zur Bestimmung von Grenzen oder gar von Foci minder brauchbare faradische Reizung benutzte, am *Macacus* zu erheblich abweichenden Resultaten (vgl. Fig. 6). Er bezeichnete die einzelnen Reizstellen, welche in der Figur zum raschen Vergleiche mit den Hitzigschen Indices versehen sind, als relativ ausgedehnt. Die erregbare Zone umfasse nicht bloß die vordere Zentralwindung, sondern auch die ganze hintere; es folgen von oben nach

unten: hintere, dann vordere Extremität (Finger hinten), endlich Mundfacialis mit Kiefer- und Zungenmuskulatur (rhythmische Freßbewegungen vorn). Speziell betonte Ferrier, daß kombinierte Bewegung beider Extremitäten — zuerst Streckung, dann Beugung, ähnlich wie beim Klettern — von einer relativ ausgedehnten Region zu erhalten sei. Zur erregbaren Zone wird ferner gerechnet der hintere und laterale Teil der oberen Stirnwindung (Augen- und Kopfwendung, sowie Pupillenerweiterung — ebenso nach Hitzig), dann aber auch der ganze *Gyrus supramarginalis* und *angularis* (Augenwendung nach der Gegenseite und Pupillenerweiterung, vorn dazu Hebung, hinten zudem Sen-

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde von *Macacus* nach Horsley und Beevor.
(Reproduziert aus Monakow, Hirnpathologie.)

Fig. 7.



kung — ebenso Carville und Duret) und die obere Temporalwindung (Ohrbewegung — vgl. Hitzig, Kopf- und Augenwendung, Pupillenverengerung: temporales Blickzentrum). Auf der medialen Fläche wurden bei der allerdings kaum isoliert ausführbaren Reizung des *Gyrus uncinatus* Bewegungen der Lippe und Verengerung des Nasenloches derselben Seite (Schnüffelbewegung) erhalten (ebenso Spencer, aber auch bei Reizung des *Tractus olfactorius;* vgl. auch Ferrier 1890, p. 119). Ebenso ergab Reizung der basalen Partien des Temporallappens mitunter Bewegungen von Mund und Zunge.

Während die Bewegung der Gliedmaßen einseitig, und zwar auf die Gegenseite beschränkt ist, erweist sich die künstlich erzielte Innervation der Augen, teilweise auch des Kopfes, ebenso jene der Kiefer und der Zunge (Ferrier), endlich auch jene der Stimmbänder (Beevor und Horsley) als doppelseitig.

Zu einem ähnlichen Ergebnisse wie Ferrier gelangten bezüglich einer motorischen Funktion beider Zentralwindungen (beim *Macacus rhesus* und

sinicus) Luciani und Tamburini, Schäfer, Bechterew (1886 bis 1899, vgl. Rosenbach, 1883), Horsley und Beevor (vgl. Fig. 7). In anderer Hinsicht jedoch modifizierten und erweiterten sie jene Angaben, zumal durch feinere Zergliederung der gröberen Felder (intraareale Lokalisation z. B. der Zehen, der Finger [1]), des Daumens, des Facialisgebietes). Im Anschlusse an Hitzig und Ferrier erhielten die Genannten bereits vor dem *Sulc. praecentralis* Wendung des Kopfes und der Augen nach der Gegenseite (präzentrales oder frontales Blickzentrum, Ferriers analoge Reizstelle liegt mehr medial), auch Lidschluß, Bewegungen der Stirnmuskeln und der Ohrmuskeln (Bechterew).

Vor dem oberen Ende des *Sulc. praec.* soll nach Ferrier und Bechterew (1899, vgl. auch Parsons und Levinsohn) das Rindenfeld des Halssympathicus liegen (Erweiterung der Lidspalte, Hervortreten des Bulbus, Erweiterung der Pupille auf der Gegenseite).

Eine feinere Lokalisation innerhalb des frontalen Blickzentrums gelang Schäfer und Mott an der höher stehenden Meerkatze *Cercopithecus*, nämlich oben nach der Gegenseite gerichtete Wendung und Senkung von Augen und Kopf (ev. letztere allein), in der Mitte (gerade unter dem horizontalen Aste des *Sulc. praecent.*) reine Seitenwendung, unten Wendung und Hebung (ev. letztere allein). Der Focus für diese Effekte liegt nahe dem Knickungswinkel des *Sulcus praecentralis;* von dieser Gegend ist dazu noch kontralaterale oder doppelseitige Ohrbewegung zu erhalten, bei Reizung weiter oben Aufrichten und Vorwärtswendung, weiter unten Zurückziehen (vgl. Bechterew, 1899). — In analoger Weise erhielt R. Russell am ***Macacus sinicus*** nach vorausgeschickter Durchtrennung der Seitenwender nahe jenem Focus Hebung (mehr medial und vorn), Senkung (mehr lateral und hinten), sowie Konvergenz (nach vorn vom Knickungswinkel des *Sulc. praec.*).

Im *Gyrus cent. ant.* fanden die oben genannten Untersucher vorn am medialen Rande ein Feld für die Rumpfmuskulatur, vorwiegend der Gegenseite (Schäfer, 1886, Beevor und Horsley, Bechterew, 1899 [2]). In beiden Zentralwindungen folgen nach diesen Autoren aufeinander hintere, dann vordere Extremität, hierauf Stirnmuskeln, Lidschluß und mimische Gesichtsmuskulatur, dann Mund, endlich Larynx und Zunge (in ausgedehnter Vertretung und nicht ausschließlich symmetrischer Innervation), sowie Platysma. Von der *Pars opercularis* sind Kau- und Schluckbewegungen zu erhalten (Bechterew, 1900). Der Effekt am Kehlkopf (genau hinter dem untersten Ende des *Sulc. praecent.* zu erhalten) beschränkt sich auf Adduktion beider Stimmbänder; Abduktion wurde bisher nur bei Hund und Katze erzielt

[1]) Etwas über und hinter der Knickungsstelle der *Fiss. praecentralis* wurde von Ferrier, sowie von Horsley und Schäfer die Reizstelle für das Ballen der Faust festgestellt, mit welchem H. E. Hering stets Dorsalflexion der Mittelhand bzw. Innervation der Handstrecker verknüpft fand (Pflügers Arch. **70**, 564, 1898). — [2]) H. Munk hingegen lokalisierte auf Grund der Reizeffekte relativ starker faradischer Ströme das Feld für Nackenbewegungen nach vorn von dem Haken des *Sulc. praecentralis* (lateral Kontraktion der vorderen, medial der hinteren Halsmuskeln). Medial von der Längsstirnfurche erhielt er Inspirationstetanus und ev. Streckung der Wirbelsäule, lateral Kontraktion der Bauchmuskeln. Bei starker Reizung ergab die mediale Partie der Konvexität, ebenso die mediale Fläche des Stirnlappens und der vordere Teil seiner Basis heftige Rumpfbewegungen, die leicht von epileptischen Krämpfen gefolgt waren (Berl. Sitzungsber. 1882, Ges. Mitt. **11**, 167).

(Semon und Horsley). — Horsley und Schäfer (1884[1]) bezeichneten ferner auf der medialen Fläche den hinteren Abschnitt des *Gyr. front. sup.* und den *Lobus paracentralis* als reizbar: es sollen hier von vorn nach hinten Reizstellen für Kopf, Arm, Rumpf, Schwanz und Bein folgen.

Vom Hinterhauptslappen des *Macacus* aus erhielt zuerst Schäfer (1888) konjugierte Augenbewegungen, er begründete damit die Existenz eines occipitalen Blickzentrums im Affenhirn (zugleich Pupillendilatation, Parsons und Levinsohn). Bei stärkerer Reizung waren von der ganzen konvexen wie medialen Oberfläche aus Effekte zu erzielen, und zwar oben Wendung nach der Gegenseite mit Senkung, dann reine Seitenwendung, unten ebensolche und dazu noch Hebung. Am größten war jedoch der Erfolg bei Reizung der medialen Fläche, auf welcher übrigens die Zone für reine Seitenwendung nur schmal ist. Zudem lag der Focus im vorderen Bezirke der medialen Fläche. Die Gesichtslinien blieben bei den Bewegungen parallel, die Mitbewegung der Lider und der Pupillen war inconstant. Vom *Gyrus angularis* aus konnte Schäfer nur bei stärkerer faradischer Reizung des hinteren Abschnittes dieselben Effekte erreichen. Bechterew (1897, 1900), welcher vom ganzen Occipitallappen und *Gyr. ang.* Augenbewegungen erhielt, beschrieb ein Zentrum für Konvergenz, Senkung und Pupillenverengerung im untersten Teile des hinteren Angularisschenkels, darüber ein solches für Senkung, Wendung nach der Gegenseite, Pupillenerweiterung; Pupilleneffekte wurden auch von zwei Stellen des vorderen Angularisschenkels erzielt. — Die Reizerfolge Schäfers erwiesen sich als nicht vermittelt durch sog. Assoziations- oder Binnenfasern, welche etwa vom Hinterhauptslappen nach den vorderen oculomotorischen Zentren verlaufen würden. Auch nach Abtragung des Stirnhirns bis zur Zentralfurche hatte die elektrische Reizung den gleichen Erfolg (bestätigt von Sherrington, 1894).

Schon die Analyse der gleichgearteten Versuche am Hunde führte zur Aufstellung eines selbständigen occipitalen Augenbewegungsfeldes mit absteigender Bahn zu den subcorticalen Zentren. — Ein weiterer Grund für diese Annahme ergibt sich aus der Beobachtung, daß die Latenzperiode für die Kontraktion der Augenmuskeln größer ist bei Reizung des occipitalen (und ebenso des temporalen) Zentrums als bei Reizung des frontalen-präzentralen, etwa 0,2″ gegen 0,1″ (Schäfer, 1888).

Die frühere Verlegung des hinteren oculomotorischen Zentrums in den *Gyrus angularis* seitens Ferrier war ein Irrtum, bedingt durch Stromschleifen. Der Befund von Schäfer weist vielmehr wesentlich auf die mediale Fläche des Hinterhauptslappens hin. Ferrier selbst hat in Verein mit Turner seine frühere Annahme durch den Befund widerlegt, daß isolierte Läsion des *Gyr. angularis* (im Gegensatze zur Calcarinarinde) keine absteigende Degeneration ergibt (vgl. unten[2]).

---

[1]) Brown-Séquard (Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 261) erhielt oberhalb des *Sulcus callosomarginalis* Bewegungen der gekreuzten, unterhalb jener Furche solche der gleichnamigen Extremitäten. — [2]) Ferriers frühere Angabe bezüglich oculomotorischer Effekte der Angularisreizung wurde von Bernheimer (W. Sitzungsber. **108** (3), 299, 1899) wieder aufgenommen und zwar mit dem Zusatze, daß diese Wirkung auch nach Abtragung des Daches vom vorderen Paar der Vierhügel fortbestehe, nicht aber nach Medianschnitt zwischen beiden Oculomotoriuskernen.

Von der hinteren oder oberen Hälfte der ersten Schläfenwindung, sowie von der angrenzenden Partie der zweiten erhielten in Bestätigung Hitzigs und Ferriers Luciani und Tamburini, Schäfer und Brown, sowie Bechterew (1900) am *Macacus* Ohrbewegungen, meistens Zuzückziehen, verbunden mit Hebung des Lides, Erweiterung der Pupillen und Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite, ein Effekt, der auf das Bestehen eines temporalen Blickzentrums hinweist (vgl. oben).

Bezüglich der Lokalisation in der Hirnrinde der anthropoiden Affen liegt schon eine Anzahl von Daten vor. Zunächst wurden von Beevor und Horsley Versuche mit faradischer Reizung, welche in höherer Stärke erforderlich war, an einem Orang-Utang unternommen. Gegenüber den Angaben Ferriers u. a. für den *Macacus* gelangten sie hier zu einer erheblichen Einschränkung der erregbaren Zone. Neben der ganzen vorderen Zentralwindung werden nur mehr einzelne Teile der hinteren hierzu gerechnet, speziell solche ihrer unteren Hälfte (den Fingern und dem Mundfacialis zugeschrieben). Dazu kommt ein isoliertes frontales Feld vor der *Fiss. praecentralis* für Wendung der Augen nach der Gegenseite, homolog dem präzentralen Blickzentrum beim *Innuus* und *Macacus*. Es ergaben sich für den Orang sehr starke lokale Differenzen der faradischen Reizbarkeit innerhalb der erregbaren Zone, so daß Beevor und Horsley dieselbe nicht als Continuum, sondern als zusammengesetzt aus zum Teil isolierten Feldern zeichnen. Das Zentrum derselben würde etwa dem Hitzigschen Begriff des Focus entsprechen. Von den Zwischenstellen aus war selbst bei relativ starker Reizung kein Bewegungseffekt zu erzielen [1]). Auch betonten die Untersucher, daß die Reizung beim Orang im Gegensatz zu jener am *Macacus* nur sehr selten kombinierte Bewegungen auslöst, viel häufiger nur segmentale oder Einzelbewegungen; Anfälle von corticaler Epilepsie fehlten.

Die ausgedehntesten und gründlichsten Beobachtungen an Anthropoiden, und zwar am Orang, Schimpansen (vgl. Fig. 8 u. 9 a. f. S.) und Gorilla (vgl. Fig. 10 a. S. 41) verdanken wir Sherrington und Grünbaum. Ihr wesentlicher Fund beschränkt auf Grund unipolarer Reizung — in Bestätigung von Hitzigs Entdeckung am *Innuus rhesus* — die erregbare Zone auf die vordere Zentralwindung, einen Teil des Fußes der ersten Stirnwindung und den vorderen oberen Anteil des *Lob. paracentralis* sowie auf das präzentrale Blickzentrum vor dem *Sulcus praecentralis* (dazu Lidbewegung und eventuell Kopfwendung nach der Gegenseite) und auf das occipitale Feld für Augenbewegungen. Die Bedingungen für das Eintreten der oculomotorischen Effekte zeigen typische Besonderheiten. Innerhalb der vorderen Zentralwindung und des angrenzenden Teiles der ersten Stirnwindung und des *Lobus paracentralis* findet sich die gesamte Skelettmuskulatur der Gegenseite (in der Mundregion jene beider Seiten) vertreten. Die genauere Anordnung ist aus den Fig. 8, 9, 10 zu ersehen [2]).

Aus dem reichen Detail sei hervorgehoben, daß in dem Nackenareal unten und hinten auch Ohrbewegungen zu erhalten sind (vgl. Hitzig).

---

[1]) Analoges beobachteten Sherrington und H. E. Hering (Pflügers Arch. 70, 570, 1898) am *Cynocephalus*. — [2]) Ich verdanke die Figuren sowie eingehende briefliche Auskünfte, welche ich hier mitverwerte, der großen Liebenswürdigkeit von Professor C. S. Sherrington.

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde des Schimpansen
(auf Grund der Effekte künstlicher Reizung — nach Sherrington und Grünbaum).

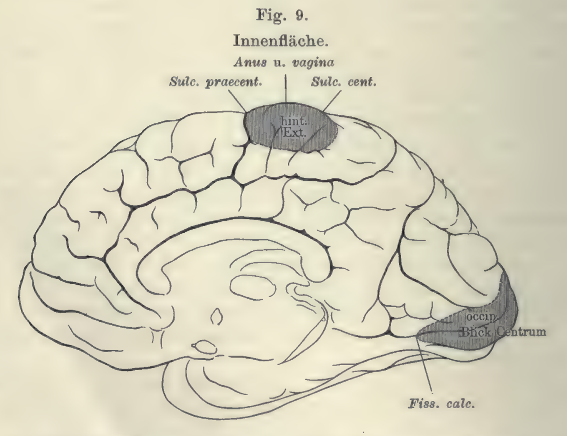
Fig. 8.

Außenfläche.

Anus u. vagina
Bauch
Brust
Zehen
Sprunggelenk
Knie
Hüfte
BEIN
STAMM
Schulter
Ellbogen
Handgelenk
ARM
Finger u. Daumen
Sulcus cent.
occip. Blick-zentrum
AUGEN
praecent. Blick Cc.
NACKEN
MUND
ZUNGE
GESICHT
Ohr
Nase
Lid
Kieferschluß
Kiefer-öffnung
Stimmbänder
Kauen

Fig. 9.

Innenfläche.



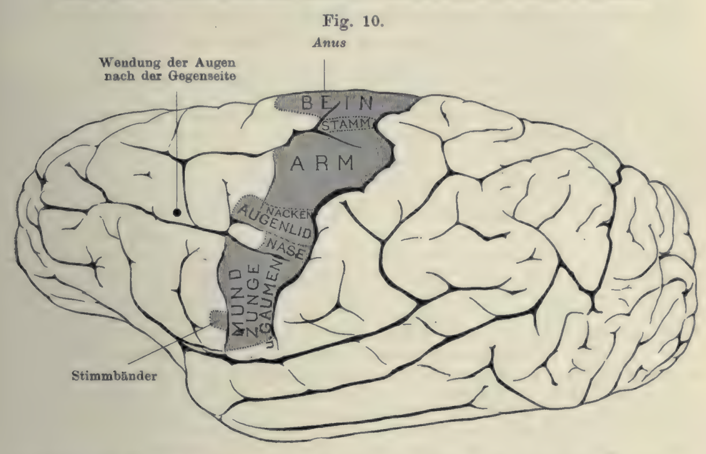
Besonders interessant sind die Ergebnisse bezüglich der Rumpfmuskeln. Kontraktion solcher wurde zunächst vom Fuße der ersten Stirnwindung erhalten, jedoch nur in beschränktem Umfange und speziell in der Umgebung

des Perineums, vorwiegend auf der Gegenseite, so daß Sherrington dieselben als sekundäre Effekte betrachtet. Hingegen ergab eine schmale Zone der vorderen Zentralwindung — in der Höhe des oberen Knies des *Sulc. cent.* — medial ganz umschriebene Bewegungen des Bauches, eventuell auch des Perineums, lateral solche des Brustkorbes (*Musc. scapulares* und *pectorales*) und zwar auf der Gegenseite. Sherrington betrachtet diese Reizeffekte als primäre.

Die Lage der einzelnen Foci erwies sich als nicht unbeträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen; sie läßt auch keine gesetzmäßige Beziehung zu den einzelnen Furchen erkennen, so daß von einer großen Anzahl von Reizstellen bald diese, bald jene in die Tiefe der Furchen versteckt zu liegen kommen. Die vordere Grenze der erregbaren Zone erscheint nicht ganz scharf (infolge von Bahnung, s. unten), auch sind mitunter, speziell bei wiederholter Reizung, neben den primären Bewegungseffekten sekundäre oder Mitbewegungen zu erhalten. Auf der Konvexität des Hinterhauptslappens scheint nur Reizung von dessen äußerstem Pol Augenbewegungen zu ergeben, auf der medialen Fläche nur die Lippen der *Fiss. Calcarina*, also insgesamt das Verbreitungsgebiet der Gennari-Vicq d'Azyrschen Streifens (occipitales Blickzentrum, der Sehsphäre entsprechend, s. unten). Die hintere Zentralwindung (auch am Orang entgegen Beevor und Horsley, und zwar auch nach Exstirpation der vorderen Zentralwindung) und der ganze übrige Parietalwie Occipitallappen, speziell auch der *Gyrus angularis*, desgleichen die Insel, erweisen sich als unerregbar. Dasselbe gilt vom Stirnhirn, speziell von jener Partie, welche dem Brocaschen Sprachzentrum des Menschen homolog ist. Die abweichenden Angaben früherer Untersucher, welche auf weit größere Ausdehnung der erregbaren Zone beim Affen, speziell auf Reizbarkeit der

Motorische Lokalisation in der Großhirnrinde des Gorilla
(auf Grund der Effekte künstlicher Reizung — nach Sherrington und Grünbaum).

Fig. 10.



hinteren Zentralwindung und des *Gyr. angularis* lauteten, erscheinen gegenüber den übereinstimmenden Befunden von Hitzig am *Innuus* und von Sherrington und Grünbaum an Anthropoiden als irrtümlich. Jene Resultate waren augenscheinlich vorgetäuscht durch alleinige Anwendung bipolarer faradischer Ströme und zwar von zu hoher Intensität, welche zumal an den kleinen Gehirnen der niederen Affen Scheineffekte in der näheren wie weiteren Umgebung der wirklichen Reizstellen oder der zugehörigen Stabkranzbündel ergaben.

Die Beschränkung der erregbaren Zone auf den *Gyr. cent. ant.* und die angrenzende Partie der ersten Stirnwindung und des *Lob. paracentralis* — abgesehen von dem präzentralen und dem occipitalen, ev. noch dem temporalen oculomotorischen Zentrum — und damit die funktionelle Scheidung der vorderen und hinteren Zentralwindung trifft wohl für die gesamten niederen wie höheren Affen zu, desgleichen für den Menschen.

Bechterew, Physiol. d. mot. Feldes der Gehirnrinde. Russ. Arch f. Psychiat. 1886 und 1887, auch sep.; Arch. slav. de biol. 1887; Arch. f. Physiol. 1899, S. 500, 1899, Suppl., S. 534. Vgl. Rosenbach, D. J., Petersburg 1883. — Bechterew, Neurol. Zentralbl. 1897, S. 720; Verh. d. psychiat. Ver. zu Petersburg, 23. Okt. 1897; Arch. f. Physiol. 1900, S. 25; Suppl., 1900, S. 145. — Beevor und Horsley, Philos. Trans. **178**, B., 153; **179**, B., 205; **181**, B., 129; **185**, B., 39. — Ferrier, Proc. Roy. Soc. **22**, 229 und **23**, 409, 1875; Functions, **1**. ed. 1876, **2**. ed. 1886; On cerebral localisation, 1890, D. Übers. Wien 1892. — Hitzig, Berl. klin. Wochenschr. 1874, S. 65 (G. A. **1**, Nr. VIII, S. 170). — Horsley und Beevor, Proc. Roy. Soc. **53**, 463, 1893. — Horsley und Schäfer, Ebenda, 1884, p. 437. — H. Munk, Ges. Mitteilungen, 1. Aufl., Berlin 1883; 2. Aufl. 1890. — Levinsohn, Arch. f. Physiol. 1902, S. 557. — Parsons, Journ. of Physiol. **26**, 366, 1901. — R. Russell, Journ. of Physiol. **17**, 1, 1894. — Schäfer, Int. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. **5**, 149, 1888; Proc. Roy. Soc. **43**, 408, 411, 1888; Journ. of Physiol. **9**, p. I, II, 1888; Brain **11**, 1, 7, 145, 158, 1889. — Schäfer und S. Brown, Brain 1888, p. 362: Philos. Trans. 1888, p. 308. — Schäfer und Horsley, Ludwig-Festschrift. Leipzig 1886, S. 269; Philos. Trans. 1887, 1888, 1889 (**179** B., 1). — Schäfer und Mott, Br. med. Journ. 1890, p. 1419; Brain **13**, 165, 1890. — Sherrington, Journ. of Physiol. **17**, 27, 1894. — Derselbe und Grünbaum, Proc. Roy. Soc. **69**, 206, 1901; **72**, 152, 1903. — Semon und Horsley, Br. med. Journ. **2**, 1383, 1889; Philos. Trans. B. 1890, p. 187. — Spencer, Proc. Roy. Soc. **55**, 61, 1894.

D. Mensch.

Bei Operationen am menschlichen Gehirn wurden gelegentlich Reizversuche unternommen[1]). Dieselben scheinen von keinerlei nachteiliger Wirkung zu sein, da Ströme von mäßiger Stärke, welche nach Eröffnung des Subarachnoidealraumes völlig ausreichen, kaum jemals einen epileptischen Anfall (ein solcher Ausnahmsfall bei Dana) zur Folge haben, wie ein solcher leicht beim Hunde, noch leichter am Kaninchen eintritt. Nachdem Bartholow, Keen, Lloyd und Deaver von der Zentralregion aus Kontraktionen im Arm und im Facialisgebiet ausgelöst hatten, gelang es

---

[1]) Vgl. auch die Reizergebnisse von Oppenheim, Starr, Negro-Oliva, Leobet, Heaton, Bechterew u. a. Zusammenstellungen bei Mills, Brain 1889 und Lancet, 21. Dzbr. 1901; Beevor u. Horsley, Philos. Trans. B. 1890, p. 152; Ferrier, Cerebral localisation, 1890, p. 34; Lamacq, Arch. clin. de Bordeaux 1897; Déjerine, Hirnanatomie **2** (Fig. 236).

Nancrede, im *Gyr. cent. ant.* eine Reizstelle für den Daumen aufzufinden. Umfassenden Beobachtungen zufolge hat sich nur die vordere, nicht auch die hintere Zentralwindung des Menschen (Horsley, Mills, Sinkler u. Potter, Leszynsky u. Glass, J. P. Stewart, speziell F. Krause) als künstlich erregbar erwiesen. Bezüglich der ersten Stirnwindung fehlt es noch an Daten, von der zweiten und dritten ist nur der hinterste Teil des Fußes gerade vor der vorderen Zentralwindung erregbar. — Bezüglich der Anordnung der Rindenzentren und betreffs der regionalen Verschiedenheit der Reizbarkeit (Foci und unerregbare Zwischenzonen) hat sich eine volle Analogie zu den anthropoiden Affen ergeben. In der vorderen Zentralwindung folgen von oben nach unten: Bein, Nacken und Kopf (Wendung nach derselben Seite bei Reizung in der Mitte der Windung, etwas unterhalb des oberen Knies der *Fiss. Rolandi*, zentraler Kopffocus — Parker und Gotch), obere Extremität mit besonderen Zentren für den Daumen und für die anderen Finger, Gesicht — speziell *Orbicularis oculi* unterhalb des unteren Endes des *Sulc. praecent. superior*, dann die Kaumuskeln. Die Ergebnisse von F. Krause, welcher vor allem die Foci für zahlreiche Spezialbewegungen der oberen Extremität genau bestimmte, sind für die Fig. 25 (s. später) verwertet worden. Pathologische Reizeffekte haben die doppelseitige Innervation des *M. frontalis*, die wesentlich contralaterale des *M. orbicularis* (Pugliese), ebenso die Innervation der Kaumuskeln vom Operculum aus dargetan (Popoff).

Künstliche Reizung des hintersten Teiles vom Fuße der zweiten Stirnwindung — nahe der zweiten Frontalfurche — ergibt Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite (präzentraler Kopffocus bzw. Blickzentrum, Bechterew). Im Vergleich zum Affen erscheint dasselbe beim Menschen ganz an die vordere Zentralwindung herangerückt.

Auf ein (wenigstens scheinbar) einseitig wirksames oculomotorisches Zentrum im Orbicularisgebiet der vorderen Zentralwindung — in Analogie zu Hitzigs Befund am Hunde — weisen Fälle hin von einseitigem Nystagmus bei lokaler Schädelverletzung bzw. Hirnreizung (Silex, Schapringer, Crzellitzer, Neustätter, E. H. Oppenheimer). — Für das Bestehen eines occipitalen Blickzentrums spricht schon, abgesehen von den Befunden bei pathologischer Läsion (s. später), die zwangsweise Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite (Déviation conjuguée), welche bei krankhafter Reizung in der Parietooccipitalregion vielfach beschrieben worden ist, speziell bei Herden im *Gyrus angularis*, welche den darunterliegenden occipitalen Stabkranz, die sog. sekundäre oder motorische Sehstrahlung reizen. Auch im übrigen bestätigen die pathologischen Reizeffekte die aus den Erscheinungen bei künstlicher Reizung sowie örtlicher Läsion erschlossene Rindenlocalisation.

Bechterew, Arch. f. Physiol., Suppl. 1899, S. 543 und 1900, S. 22. — R. du Bois-Reymond u. Silex, Arch. f. Physiol. 1899, S. 177. — Dana, New York Med. Rec. 1893, p. 578. — Horsley, Philos. Trans. **181** B, 129, 1891. — F. Krause, Hirnchirurgie. Separatabdruck aus Die deutsche Klinik, Berlin 1904. — Nancrede, Philad. Med. News 1888. — E. H. Oppenheimer, D. med. Wochenschr. 1904, S. 850. — Parker u. Gotch, Br. med. J. 1893 (1), p. 1102. — Popoff, Neur. Wiestnik 1899. — Pugliese, Riv. di pat. nerv. 1898, p. 49. — Sciamanna, Arch. ital. de biol. 1883, p. 441 und Arch. di psichiat. 1890, p. 197.

3. Reizeffekte innerhalb der vegetativen Sphäre, zumal des Hundes.

A. Bezüglich der glatten Muskulatur.

Den zahlreichen Beobachtungen über Bewegungen der Skelettmuskulatur bei künstlicher Rindenreizung stehen relativ wenige Angaben gegenüber, welche die glatte Muskulatur betreffen. Bei Reizung in der Umgebung des *Sulc. cruc.* wurden Bewegungen des Darmes, der Harnblase [1]) und des Uterus erhalten, hingegen Hemmung spontaner Magenperistaltik (Bochefontaine 1876, p. 140, Fr. Franck und Pitres; W. Page May, negativ bezüglich Magenbewegung). Der Focus für den *Detrusor vesicae* liegt bei Hund und Katze in der medialen Partie des *Gyr. sigm. post.*, jener für den *Sphincter* etwas weiter lateral (Bechterew u. Mislawsky bzw. Meyer 1888, 1893, ebenso Ossipow); speziell ist von jener Gegend zunächst Erschlaffung des *Sphincter* und erst sekundär Kontraktion des *Detrusor vesicae* zu erzielen (Frankl-Hochwart u. A. Fröhlich). Nahe dabei finden sich Zentren für Erektion und Ejaculation, sowie für Spermasekretion (Pussep u. Bechterew). Gleichfalls vom medialen und caudalen Teile des *Gyr. sigm. post.* am Hunde (Bechterew, 1893), vom oberen Rande der vorderen Zentralwindung und des *Lob. paracentralis* beim Affen erhält man Kontraktion, bzw. Erschlaffung des *Sphincter ani* und der Vagina (Sherrington u. Grünbaum, Frankl-Hochwart u. A. Fröhlich).

Die Reizwirkungen auf die Irismuskulatur wurden bereits bei Besprechung der Bewegungseffekte an den Augen miterwähnt.

B. Bezüglich Drüsensekretion.

Speichelsekretion, überwiegend auf der Gegenseite wurde von Lépine und Bochefontaine (1876, p. 161) als diffuser Effekt bei Reizung des ganzen Vorderhirns, bzw. der Zentralregion beschrieben. Külz u. Braun erhielten diese Wirkung ausschließlich bei Reizung des Hitzigschen Mundfacialiszentrums (auf Fig. 3), begleitet von starker Kontraktion der Gesichtsmuskulatur, während Bechterew u. Mislawsky (1888, 1889) an leicht curaresierten Hunden den Focus für die Submaxillaris und Parotis, ohne gleichzeitigen Bewegungseffekt, weiter lateral, an der Vereinigung von *Gyr. comp. ant.* und *sylv. ant.* lokalisierten. Bary bestätigte diesen Befund unter Anwendung von Chloroform- oder Morphiumnarkose. — Die epileptischen Krämpfe bei starker künstlicher Reizung sind gleichfalls von Speichelfluß begleitet (Albertoni, Fr. Franck u. Pitres; Eckhard u. Fluck, welche auch das Ergebnis von Bechterew u. Mislawsky auf Verdeckung von Krämpfen durch Curare bezogen), desgleichen von Schweißabsonderung an den von Konvulsionen betroffenen Körperteilen, wie dies Fr. Franck u. Pitres an der Katze, Gribojedow an Katzen und Füllen (isoliert bei Reizung des *Gyr. sigmoides ant.*), Adamkiewicz am Menschen beobachtete.

---

[1]) Die Möglichkeit, an curaresierten Hunden sehr leicht Kontraktionen der Harnblase reflektorisch von sensiblen Spinalnerven sowie vom Infraorbitalis her auszulösen, haben P. Bert (Arch. de physiol. 1869, p. 650) und Hitzig (1873, Ges. Abhandl. 1, 53) hervorgehoben.

Tränensekretion wurde von Bechterew u. Mislawsky (1891) bei Reizung des medialen Randes vom *Gyr. sigm.* des Hundes erhalten; Parsons Versuche an der Katze blieben negativ.

Absonderung von Magensaft und Schleim ist durch Reizung des vorderen Endes des *Gyr. coronalis* (an der Vereinigungsstelle mit dem *Gyr. ectosylv.* zum *Gyr. comp. ant.*) zu erhalten. Der Effekt tritt mit 2 bis 3′ Latenz ein, zeigt eine lange Nachdauer und fällt aus nach Unterminierung jener Rindenstelle oder nach Durchtrennung beider Vagi am Halse (Gerwer u. Bechterew, vgl. auch Htasko).

Auch bezüglich der anderen Verdauungsdrüsen haben Bechterew und seine Schüler positive Effekte erhalten. Für die Ausscheidung von Galle und für die Absonderung von Pankreassaft hatte zuvor Bochefontaine nur Hemmbarkeit vom *Sulcus cruciatus* aus, für die Nierensekretion Einflußlosigkeit der Reizung angegeben. Nach Narbut u. Bechterew veranlaßt Reizung in der Mitte des *Gyr. sigmoides ant.* die Bauchspeicheldrüse zur Tätigkeit, Reizung etwas weiter medial bedingt Gallenausscheidung (Wirsaladse u. Bechterew). Die Untersuchungen von Mering d. Jüng. und Bechterew bezüglich der Innervation der Darmdrüsen sind noch nicht abgeschlossen.

C. Bezüglich Respiration.

Vom *Gyr. sigm. post.* des Hundes ist Verlangsamung und Vertiefung der Atemzüge, ja inspiratorischer Stillstand zu erhalten (Danilewsky, Richet, Werner, G. W. Spencer — nach H. Munk (G. M., S. 164) vom Stirnpole aus). Die Versuche von Fr. Franck u. Pitres, Bechterew mit Ostankoff u. Schukowski erwiesen zwar verschiedene Wirkungen der Zentralregion bezüglich Rhythmus, Tiefe und Form der Atembewegungen, führten aber zu keiner präzisen Lokalisation dieser Effekte.

Reizung an der Hirnbasis ergibt nach Danilewsky, Bochefontaine Beschleunigung, nach H. Munk (G. M. **11**, 164) (Basis des Stirnlappens) exspiratorischen Stillstand, nach W. G. Spencer sowie Russell an Hund, Katze, Kaninchen und Affe (lateral von der Wurzel des *Tractus olfactorius*) Verlangsamung und inspiratorischen oder exspiratorischen Stillstand. Diese Effekte, wie sie auch bei Reizung der bloßgelegten *Commissura ant.* erhalten wurden, können recht wohl auf Mitreizung des Olfactorius beruhen, zumal da Reizung der Vereinigungsstelle von *Bulbus* und *Tractus olfactorius* Inspirationsclonus bewirkt.

Umschriebene Reizstellen wurden dagegen an der frontalen Grenze der erregbaren Zone bei Hund, Katze, Kaninchen aufgefunden, so ein Focus für Inspirationstetanus etwas vor und lateral von dem oberen Ende des *Sulc. supraorb.* (H. Munk, G. M. **10**), dann ein Reizpunkt für Beschleunigung der Atmung im oberen Ende des *Sulc. supraorb.* (Spencer), bzw. im vorderen Ende des *Sulcus coronalis* (Langelain u. Beyermann), ein Focus für Beschleunigung, Verflachung der Atmung und inspiratorischen Stillstand im *Gyr. sigm. ant.*, medial von der Reizstelle für die Nackenmuskeln (Nicolaides, Mavrakis u. Dontas). Beim Affen liegt der analoge Focus etwas lateral vor dem oberen Ende des *Sulcus praecentralis*, medial davon findet sich eine Stelle für Vertiefung bis Stillstand der Inspiration (Bechterew, 1899, letzteres zuerst von H. Munk (G. M. **11**, 167) beobachtet).

D. Bezüglich Zirkulation.

Zuerst sah Schiff (1873), dann Vulpian (1875) Wirkungen der elektrischen Rindenreizung auf den Blutumlauf, während Hilarewski (vgl. auch Tscherewow) solche bestritt. Während Danilewsky (1875) den *Gyr. suprasylv.*, Richet (1878) den *Gyr. sigm. ant.*, Langelain u. Beyermann damit übereinstimmend das vorderste Ende des *Sulc. coron.* bevorzugt fanden, bezeichneten Bochefontaine (1876 und 1883), Schäfer und Bradford, ebenso Fr. Franck u. Pitres (1887) Wirkungen wie Vasokonstriktion, oft mit folgender Erweiterung und Verlangsamung, seltener Beschleunigung der Herzaktion, als relativ diffuse Effekte. Dieselben sind nicht auf die Gegenseite beschränkt, treten jedoch nur bei Reizung der Zentralregion und ihrer Umgebung auf. Bei Applikation von Elektrizität oder Kochsalz daselbst beobachtete zuerst Lépine (1875, vgl. Ito), dann Eulenburg u. Landois (1876) Gefäßerweiterung und Erwärmung (nach anfänglicher Abkühlung — Eulenburg u. Landois) an den kontralateralen Extremitäten. Raudnitz bestritt dies. — Auf Wärmereizung der Hirnrinde tritt beim Hunde Erweiterung der Hautgefäße ein (Brown-Séquard); ein gleiches Resultat erhielten Schäfer u. Bradford bei thermischer und elektrischer Reizung der medialen Fläche des Affenhirns.

Bary, Neur. Wiestnik 1899; cf. Bechterew, Arch. f. Physiol. 1902, S. 268 bis 270. — Bechterew, Arch. f. Physiol. 1899, S. 500. — Bechterew u. Meyer, Neurol. Zentralbl. 1893, S. 81. — Bechterew u. Mislawsky, Neurol. Zentralbl. 1888, S. 505, 563; 1889, S. 190; 1891, S. 481; 1893, S. 81. — Bechterew u. Ostankoff, Russ. Arch. f. Psychiat. 1886; Neurol. Zentralbl. 1894, S. 584. — Bochefontaine, Arch. de physiol. 1876, p. 140; 1883, p. 34. — Danilewsky, Pflügers Arch. **11**, 128, 1875. — Eckhard, Beitr. **7**, 199; Neurol. Zentralbl. 1889, S. 65; vgl. Fluck, D. J., Gießen 1889. — Eulenburg u. Landois, Zentralbl. f. med. Wiss. 1876, S. 260; Virchows Arch. **66**, 489 u. **68**, 245; Compt rend. **82**, 564; Berl. klin. Wochenschr. 1876, Nr. 42, 43 (vgl. auch Deutsch. med. Wochenschr. 1896, S. 111). — Frankl-Hochwart u. A. Fröhlich, Wien. klin. Rundschau 1900, S. 492; Pflügers Arch. **81**, 420, 1900; Jahrb. f. Psychiat. **22**, 76, 1902; Neurol. Zentralbl. 1904, Nr. 14. — Fr. Franck, Leçons, Paris 1887, p. 245. — Gerwer u. Bechterew, Russ. Arch. f. Psychiat. 1899; Arch. f. Physiol. 1902, S. 273. — Gribojedow, Verh. d. Psychiat. Klin. Petersburg 16. Mai 1902. — Hilarewski, Petersb. naturf. Ges. 1876. — Htasko, Beziehung des Gehirns zum Magen, D. J., Dorpat 1887. — Ito, Zeitschr. f. Biol. **38**, 63, 652, 1899. — Külz u. Braun, Zentralbl. f. med. Wissensch. 1875, S. 419. — Langelain u. Beyermann, Brain 1903, p. 81. — Lépine, Par. Gaz. méd. 19 juin 1875. — Mering d. Jüng. u. Bechterew, Arch. f. Physiol. 1902, S. 280. — Narbut u. Bechterew, ebenda S. 278. — Nicolaides, vgl. auch Mavrakis u. Dontas, VI. Int. Physiol. Congress, Brüssel 1904. — W. Page May, Journ. of Physiol. **31**, 260, 1904. — Parsons, ebenda **26**, 366, 1901. — Pussep (u. Bechterew), Gehirnzentren für Erektion und Ejakulation; D. J. Petersburg 1902. — Raudnitz, Virch. Arch. **101**, 276, 1885. — Richet, Circonvolutions céréb. Thèse Paris 1878. — R. Russell, Proc. Roy. Soc. 1894, p. 237. — Schäfer u. Bradford, Schäfers Text-Book **2**, 714 1900. — Schukowski, Arb. a. d. Inst. Bechterew, 1898. — Sherrington u. Grünbaum, Zentralbl. f. Physiol. 1892, S. 399 und Proc. Roy. Soc. **72**, 151 1903. — W. G. Spencer, Proc. Roy. Soc. **55**, 61, 1894. — Tscherewow, Wratsch 1889. — Werner, Allg. Zeitschr. f. Psychiat. 1896. — Wirsaladse u. Bechterew, Russ. Arch. f. Psychiat. 1901, Nr. 12; Arch. f. Physiol. 1902, S. 280.

Anhang.

Elektromotorische Reizeffekte[1]).

Die durch Reizung der „motorischen" Zone gesetzte Erregung der Rückenmarksbahnen, der Vorderwurzeln und der Muskelnerven äußert sich einerseits in dem schließlichen Bewegungseffekt, andererseits aber auch in elektromotorischen Wirkungen an den einzelnen Gliedern der erregungsleitenden Kette. So zeigt der Längsquerschnittstrom des Rückenmarkes bei Faradisierung der motorischen Region, nicht der übrigen Rinde, an Katze und Affe zuerst eine fast kontinuierliche Abnahme, dann deutlich rhythmische, immer langsamer werdende Schwankungen — entsprechend dem anfangs tetanischen, dann klonischen Bewegungseffekt (Gotch u. Horsley[2]). Nicht minder veranlaßt Reizung der Hirnrinde eine negative Schwankung im Vorderwurzelstumpfe, welche allerdings nur ein Viertel von der am Rückenmarksquerschnitt zu beobachtenden Größe besitzt. Jedoch gilt nicht das Umgekehrte (Gotch u. Horsley) — die corticomuskulare Leitungsbahn, nicht das einzelne System oder Neuron, zeigt eine nur einsinnige Beanspruchbarkeit, ebenso wie der Reflexbogen im Rückenmark nur ein einsinniges Leitungsvermögen aufweist.

Umgekehrt lassen sich von sensiblen und sensorischen Leitungsbahnen aus elektromotorische Reizeffekte an der Hirnrinde hervorrufen. Nachdem bereits Hitzig (seit 1874[3]) sich mit solchen Versuchen beschäftigt hatte, machte zuerst R. Caton (1875) die Angabe, daß die Eigenströme der Hirnrinde bei Kaninchen und Affen eine negative Schwankung zeigen, wenn man die Rinde von der Peripherie her in Erregung versetzt. Das Auftreten einer negativen, mitunter auch einer positiven Schwankung an bestimmten Rindengebieten bei Reizung der zugehörigen Sinnesorgane (Haut, Ohr, Auge, Nasenschleimhaut) wurde am Kaninchen, Hunde und Affen festgestellt, und zwar von Danilewsky (1876 beobachtet — 1891 mitgeteilt, wenigstens in deutscher Sprache), v. Fleischl (1883 beobachtet — 1890 publiziert), Gotch u. Horsley (1888 beobachtet — 1889 veröffentlicht), Beck (1890), Beck u. Cybulski (1892), Larionow. Auch von einer Hemisphäre auf die andere ist ein elektromotorischer Reizeffekt zu erzielen (Beck). Narkose läßt diese Wirkungen wegfallen (Fleischl). Am ruhenden Gehirn sind periodische Schwankungen zu beobachten, welche der Atmung und der Herzaktion nicht

---

[1]) Beck, Zentralbl. f. Physiol. 1890, S. 473; VI. Int. Physiologenkongreß, Brüssel 1904. Beck u. Cybulski, Zentralbl. f. Physiol. 1892, S. 1 und Anz. d. Krakauer Akad., Dzbr. 1891. R. Caton, Brit. med. Assoc., 43. Kongreß, 1875. Danilewsky, Zentralbl. f. Physiol. 1891, S. 1. v. Fleischl, ebenda 1890, S. 573. Gotch u. Horsley, Proc. Roy. Soc. 1888, Nov.; 1889, p. 18; Nature 1889, p. 500; Zentralbl. f. Phys. 1890, S. 649; Proc. Roy. Soc. **49** (1891); Philos. Trans. **182** B, 267, 1892. Horsley, Brain **21**, 547, 1898. Larionow, Pflügers Arch. **76**, 608, 1899. — [2]) Auch von dem bloßgelegten Stabkranze aus ist eine Wirkung zu erzielen, die aber nur die Hälfte des Effektes von der Rinde her ausmacht. Die reflektorisch ausgelöste Schwankung beträgt nur ein Siebentel des Wertes bei direkter Rindenreizung. Hingegen ist die maximale Hubhöhe des erregten Muskels bei Rindenreizung nur etwa drei Fünftel des bei Reizung des peripheren Nerven erzielbaren Maximums. (Gotch u. Horsley). — [3]) Mitgeteilt in „H. Jackson und die motorischen Rindenzentren", Berlin 1901, S. 14, Anm. 2.

parallel gehen (Beck). Eine genaue Abgrenzung der Sinnessphären ist allerdings mit dieser Methode nicht zu erreichen, immerhin vermag sie z. B. die Speziallokalisation innerhalb der Zentralregion zu bestätigen.

4. Hemmungs- und Bahnungswirkungen.

Erst längere Zeit nach der Entdeckung der mannigfachen Erregungseffekte, wie sie durch Reizung der Hirnoberfläche an der Skelettmuskulatur sowie in der vegetativen Sphäre resultieren, wurden künstliche Hemmungswirkungen im Tierexperiment erhalten [1]). Das Vermögen willkürlicher Hemmung von Reflexen wie von bereits begonnenen Bewegungen ist uns zwar schon aus der Selbstbeobachtung geläufig. Die Gleichwertigkeit des willkürlichen Erregungs- und Hemmungsprozesses wird auch durch die Tatsache illustriert, daß die Reaktionszeit für beide Vorgänge gleich groß ist (Gad u. Orschansky, Cleghorn u. Stewart).

Im Tierversuch gelang es erst [2]) Bubnoff u. Heidenhain am Hundehirn eine bestehende Muskelkontraktion, sei sie durch vorausgegangene starke Rindenreizung, zumal bei Morphiumvergiftung, oder reflektorisch bewirkt, dadurch künstlich zu hemmen, daß sie schwache faradische Ströme auf scheinbar dieselbe Rindenstelle bzw. deren Nachbarschaft einwirken ließen (vgl. den Befund von H. E. Hering u. Sherrington). Mitunter vermag auch Reizung peripherer Nerven (oder Rindenabtragung) Lösung der Kontraktion zu bewirken. In analoger Weise läßt sich der durch starke Reizung der einen Hinterbeinarea herbeigeführte Tetanus der beiden hinteren Extremitäten durch Reizung der anderen Hemisphäre hemmen oder wenigstens zu einer koordinierten Stampfbewegung herabsetzen (Lewaschew; ähnliches bei Asch u. Neisser, Brown-Séquard). — Auf gleichzeitige Auslösung von corticaler Hemmung und Erregung [3]) bezieht Brown-Séquard die Beobachtung, daß bei Hunden und Kaninchen die Hirnrinde mitunter nicht auf den elektrischen Reiz anzusprechen scheint, während die spontane Beweglichkeit und Sensibilität ungestört ist. Auf corticalen Hemmungseffekten

---

[1]) Vgl. auch die allgemeinen Studien über Hemmung im Zentralnervensystem bei Setschenow, Physiologische Studien über den Hemmungsmechanismus. Berlin 1863; (mit Paschutin) Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865; Mém. de l'acad. de Pétersbourg **20**, 357; Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven. Berlin 1868; Pflügers Arch. **27**, 524, 1882; Herzen, Exp. sur les centres modérateurs. Turin 1864; Schlösser, Arch. f. Physiol. 1880, S. 303; Gad, Arch. f. Physiol. 1881, S. 566; Wegele, Verh. der physik.-mediz. Ges. zu Würzburg, Neue Folge **17**, Nr. 1; Luchsinger, Pflügers Arch. **27**, 190, 1882; Gad u. Orschansky s. unten; H. Munk, Arch. f. Physiol. 1881, S. 553 und Ges. Mitt. **10**, 130; Verworn, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl., S. 114. Eine eingehende Darstellung über die intrazentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur hat H. E. Hering gegeben. Ergeb. d. Physiol. **1** (2), 503 bis 533, 1902. — [2]) Vorangegangen waren die von Nothnagel (an Kaninchen und Taube, Zeitschr. f. klin. Med. 1881, S. 138) bestrittenen Beobachtungen von Simonoff (Reicherts Arch. 1866, S. 545), denen zufolge spinale Reflexe durch Reizung des Vorderhirns mittels eingesenkter Nadeln gehemmt werden, sowie die Angaben Bochefontaines (1876) bezüglich Hemmbarkeit bestehender Magenperistaltik, Pankreas- und Gallensekretion vom *Sulc. cruc.* aus. — [3]) Vgl. die Untersuchung von A. Baer (Pflügers Arch. **106**, 523, 1905) über die Effekte bei gleichzeitiger elektrischer Reizung zweier Rindenstellen am Hunde.

scheint die Verlängerung der Reflexzeit bei gleichzeitiger schwacher Reizung des Stirnlappens zu beruhen (Verkürzung nach Exstirpation, Fano und Libertini), ebenso die Erniedrigung der Kontraktionen unter derselben Bedingung, wenn zur Probe die vorderen Spinalwurzeln in ihrer Kontinuität gereizt werden (R. Oddi).

Das Bestehen eines Hemmungstonus seitens des Großhirns, speziell der motorischen Region, auf die spinalen Reflexe sowie auf bestimmte automatische Bewegungsimpulse der subcorticalen Zentren [1]) ist aus der Beobachtung zu erschließen, daß am enthirnten oder auch nur der motorischen Region beraubten Tiere (Goltz, J. Loeb, Langendorff), ebenso in analogen pathologischen Fällen am Menschen gewisse jener Funktionen nach anfänglicher Depression eine Steigerung erfahren. Bei halbseitiger Abtrennung des Großhirns tritt diese Erscheinung auf der Gegenseite ein (Wundt, Langendorff für den Frosch; Barlow, Mc Hall, Nothnagel für den Menschen). An der Dauerfunktion der corticalen Hemmungszentren sind die Sinnesorgane wesentlich beteiligt: an Fröschen bewirkt bereits Blendung eine Steigerung der Reflexerregbarkeit (Fubini, Langendorff). In der tonischen Hemmungsfunktion erblickten Goltz und J. Loeb geradezu die Haupttätigkeit des Großhirns. Die gleich zu erwähnenden Studien von Sherrington und H. E. Hering sprechen für eine exakte Lokalisation der Hemmungswirkungen in der motorischen Region. (Über Isolierungsveränderungen der subcorticalen Gebilde, vgl. auch oben; bezüglich subcorticaler Hemmungszentren siehe Vierhügel.)

In den letzten Jahren hat Sherrington eingehende Studien über corticale Hemmung unternommen. Er fand zunächst an Katze und Affe, daß die tonische Verkürzung des *Rect. ext. oculi* nach Durchtrennung des *Nervus oculomotorius* und *trochlearis* sowie konsekutiver Erschlaffung der übrigen Augenmuskeln sich hemmen läßt durch künstliche Reizung jener Rindenstellen auf derselben Seite, welche de norma Einwärtsbewegung des betreffenden Auges und Auswärtsbewegung des anderen (Déviation conjuguée) veranlassen, also durch Reizung des präzentralen oder des occipitalen oculomotorischen Zentrums. Derselbe Erfolg ist an beiden Stellen auch vom freigelegten Mark aus zu erzielen, ebenso von der einen Rindenstelle aus nach Exstirpation bzw. Schnittabtrennung der anderen. Das nur noch vom Abducens versorgte Auge derselben Seite geht dabei mindestens bis zur Primärstellung medialwärts, und zwar ausschließlich infolge von Erschlaffung des *Rectus externus*. Die entsprechende Bewegung vermag das überlebende Tier auch spontan auszuführen. Eine ebensolche antagonistische Korrelation besteht zwischen Schließung und Öffnung der Lider. Diese Beobachtungen wurden von Topolanski am Kaninchen (auf graphischem Wege), von R. du Bois-Reymond am Hunde bestätigt.

Eine geeignete Vorbedingung für das Studium von Hemmungswirkungen bietet die tonische Starre, in welche gewisse Muskelgruppen nach Abtragung des Großhirns oder Durchschneidung der Hirnschenkel verfallen („*decerebrate rigidity*“ Sherringtons, vgl. oben Kapitel 2 [2]). Die unmittelbar durch die

[1]) Ein Beispiel dieser Art ist die Steigerung der Ösophagusperistaltik beim Frosche durch Enthirnung (Steinach, Pflügers Arch. 60, 593, 1895). — [2]) Dieser Zustand dürfte — schon wegen seiner relativ langen Dauer — nicht als eine Reizwirkung von der Schnittfläche aufzufassen sein, sondern als eine Ausfalls-

Operation oder sonst reflektorisch ausgelöste Starre läßt sich an einseitig verletzten Tieren mittels Reizung der anderen motorischen Rindenregion hemmen [1]) und durch die gegensätzliche Bewegung ersetzen (Sherrington). Ebenso wirkt Reizung der Hirnstiele, der Pyramiden, der vorderen Kleinhirnhälfte oder der ventrolateralen Region des Rückenmarkquerschnittes (A. Fröhlich u. Sherrington), ferner Durchtrennung der hinteren Spinalwurzeln oder Hemisektion oberhalb der Pyramidenkreuzung. Ein gleicher Hemmungserfolg ist an großhirnlosen Tieren reflektorisch zu erzielen, z. B. mittels Hitzereizung der einen Pfote (Erschlaffung und Streckung der anderen, beispielsweise tonisch gebeugten Pfote), desgleichen durch mechanische Reizung der Hand oder des Fußballens (Erschlaffung und Beugung derselben, beispielsweise tonisch gestreckten Extremität), endlich durch Reizung des zentralen Stumpfes gewisser Nerven [2]).

Von besonderer Bedeutung ist der von H. E. Hering und Sherrington erbrachte Nachweis, daß die Erschlaffung einer Muskelgruppe, z. B. der Beuger, nicht von dem die Kontraktion anregenden Focus aus, sondern von jener Rindenstelle aus zu erhalten ist, deren Reizung Kontraktion der Antagonisten, der Strecker, ergibt. Die Zentren für Kontraktion und für Erschlaffung derselben Muskeln liegen demgemäß oft relativ weit auseinander, z. B. beim *Cynocephalus* für Beugung und für Streckung des contralateralen Ellbogens mehr als 1 cm. Die Hemmung eines bestehenden Kontraktionszustandes erfolgt schon bei Reizstärken, welche noch nicht genügen, eine Zusammenziehung der Antagonisten selbst zu veranlassen, aber selbst bei Eintritt auch eines solchen Effektes, beispielsweise an den Streckern, geht die Erschlaffung der Beuger voraus.

Die oben erwähnte Trennung der Reizstellen für Kontraktion und für Erschlaffung ist natürlich nur bei größerer Ausdehnung des betreffenden Rindenfeldes nachzuweisen. Anderenfalls sind beide Effekte scheinbar von derselben Stelle aus zu erhalten, wie dies schon Bubnoff und Heidenhain angaben, indem sie allerdings die Nachbarschaft als gleich wirksam bezeichneten. So läßt sich scheinbar vom Kontraktionszentrum aus auch Erschlaffung des *Detrusor vesicae* (Bechterew u. Mislawsky) auslösen; ein gleiches gilt für die Rindenregion des *Sphincter ani*, deren Reizung zunächst Kontraktion, nach Durchschneidung der *Nervi erigentes* jedoch Erschlaffung mit erheblich längerer Latenz ergibt, ein Effekt, der wiederum nach Durchtrennung der *Nervi hypogastrici* wegfällt (Frankl-Hochwart u. A. Fröhlich). — Auch die Pupillendilatation, welche nach Exzision des Sympathicus oder nach Schnitt hinter den Vierhügeln, also nach Ausschaltung der *Nervi dilatatores*, auf schwache Reizung der oculomotorischen Zentren hin noch eintritt (allerdings vermindert), wurde als corticale Hemmung des *Sphincter iridis* gedeutet (Braunstein).

---

erscheinung, nämlich als Folge des Wegfalles einer tonischen Hemmungsfunktion des Großhirns (vgl. Näheres unten bezüglich der „*decerebellate rigidity*").

[1]) Nach R. du Bois-Reymond geht die Erschlaffung nicht unter den normalen Tonus herab. — [2]) Hier sei auch daran erinnert, daß die willkürliche Kontraktion des *Abductor indicis* durch elektrische Hautreizung am anderen Arm zum Erschlaffen gebracht wird (Ad. Fick, Cleghorn u. Stewart). Die Erschlaffung der Dorsalflektoren bei willkürlicher Plantarflexion des Fußes gegen einen Widerstand ist direkt fühlbar (H. E. Hering, Pflügers Arch. **68**, 223, 1897).

Das beschriebene gegensätzliche Verhalten gewisser als Antagonisten bezeichneter Muskeln, die korrelative Innervationsweise nach Sherrington, ist nur als eine der möglichen Formen ihres Zusammenarbeitens anzusehen, nicht als die einzige und dauernde (R. du Bois-Reymond).

Einerseits ist der Antagonismus kaum zwischen irgend zwei Muskeln ein vollkommener bezüglich aller Bewegungskomponenten — nach meiner Anschauung, die sich auf spezielle Untersuchungen über paralytisches Schielen stützt, besteht ein solcher nicht einmal zwischen *Rect. ext.* und *Rect. int. oculi.* Andererseits ist eine gleichzeitige Kontraktion sogenannter Antagonisten für zahlreiche Bewegungen bei Mensch und Tier zweifellos, sei sie gleich stark oder ungleich stark, diene sie zur Präzisionskorrektur oder Begrenzung der Bewegungen oder bloß zur Sicherung der Führung im Gelenk — speziell gilt dies von sogenannten mittelbaren Antagonisten (R. du Bois-Reymond). — Gleichzeitige Kontraktion von Antagonisten hat Sherrington (Journ. of Physiol. **13**, 722, 1892) bei Reflexen auf Hautreiz am Frosche beschrieben, ebenso Löwenthal u. Horsley (Proc. Roy. Soc. **61**, 1897) bei Reizung der Vorderbeinarea am Hunde, welch letztere Beobachtung H. E. Hering (Pflügers Arch. **70**, 588) allerdings nicht als beweiskräftig bezeichnet. Dieser Autor konnte im Verein mit Sherrington bei Rindenreizung am Affen niemals gleichzeitige Kontraktion eigentlicher Antagonisten erhalten, wohl aber kamen kompliziertere Verhältnisse verschiedener Muskelgruppen zur Beobachtung, nämlich neben Erschlaffung eines Muskels und Kontraktion des Antagonisten noch Erschlaffung und Kontraktion anderer Muskeln.

Bereits Bubnoff u. Heidenhain (1881), später Horsley u. Schäfer haben als Gegenstück zu den geschilderten Hemmungseffekten auch Förderungserscheinungen („Bahnung“ nach Exner) beobachtet, speziell Begünstigung der Rindenreizung durch gleichzeitige mechanische Reizung in der Peripherie, z. B. Streichen der Pfote, oder durch einen vorausgeschickten Rindenreiz selbst (durch etwa 1″ andauernd, Exner). Die Summation, wie sie von Setschenow, Stirling u. a. auch zwischen gewissen Reflexen beobachtet wurde, gilt auch für zwei unterschwellige Reizungen. In analoger Weise reagiert die von der Haut aus reflektorisch gereizte Pfote eines Kaninchens stärker, wenn gleichzeitig die entsprechende Rindenstelle unterschwellig gereizt oder der Hörnerv durch Anrufen erregt wird.

Bahnungseffekte bestehen auch zwischen einzelnen Rindenpartien. So erhöht Faradisation bestimmter Stellen der hinteren Zentralwindung, ohne selbst einen direkten motorischen Effekt auszulösen, die Reizbarkeit der in gleicher Höhe gelegenen Foci der vorderen Zentralwindung. Die Entdecker dieses Verhaltens an anthropoiden Affen, Sherrington u. Grünbaum, beziehen es auch auf „Bahnung“, daß bei manchen Reizversuchen die vordere Grenze der motorischen Region unscharf und weiter ausgedehnt erscheint als unter gewöhnlichen Verhältnissen.

Asch u. Neisser, Pflügers Arch. **40**, 191, 1887. — Bechterew u. Mislawsky, Neurol. Zentralbl. 1888, 505, 563. — R. du Bois-Reymond, Arch f. Physiol. 1902, Suppl., S. 27. — Bubnoff u. Heidenhain, Pflügers Arch. **26**, 137, 1881. Vgl. auch **26**, 546 gegen H. Munk (Arch. f. Phys. 1881, S. 553 und G. M. **10**, 130). — Braunstein, Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung. Wiesbaden 1894. — Brown-Séquard, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 261. — Cleghorn u. Stewart, Amer. Journ. of Physiol. 1901, p. 281. — Exner, Pflügers Arch. **28**, 487, 1882. — Fano u. Libertini, Arch. ital. de biol. 1895, p. 438. — Frankl-Hochwart u. A. Fröhlich, J. B. f. Psychiat. **22**, 76, 1902. — A. Fröhlich u. Sherrington, Journ. of Physiol. **28**, 14, 1902. — Fubini, Moleschotts Unters. **11**, 586, 1876. — Gad u. Orschansky, Arch. f. Physiol. 1887,

S. 363. — H. E. Hering u. Sherrington, Pflügers Arch. 68, 222, 1898. — Horsley u. Schäfer, Ludwig-Festschrift, Leipzig 1886. — Langendorff, Arch. f. Physiol. 1877, S. 96 u. 435. — Lewaschew, Pflügers Arch. 36, 279, 1885. — Nothnagel, Ziemssens Handbuch 11 (1), 101. — R. Oddi, Arch. ital. de biol. 14, 1895. — Sherrington, Proc. Roy. Soc. 53, 407, 1893; 60, 414. Journ. of Physiol. 17, 27, 1894; 1899, Suppl., p. 26. — Derselbe u. Grünbaum, Proc. Roy. Soc. 72, 152, 1903. — Topolanski, Arch. f. Ophth. 46, 452, 1898. — Wundt, Grundz. d. physiol. Psychol., 1. A., 1874, S. 340.

Anhang.

Über den Schlaf.

Der Lehre von den cerebralen Hemmungserscheinungen seien einige Bemerkungen über die objektiven Phänomene des Schlafes angeschlossen, ohne daß damit eine allgemeine Hemmungstheorie des Schlafes vertreten werden soll. Ein periodisches Aufhören der spontanen Bewegung und des Bewußtseins — soweit ein bezüglicher Analogieschluß vom Menschen aus gestattet ist — findet sich in der Reihe der Wirbeltiere allgemein. Selbst die Fische setzen bekanntlich die Schwimmtätigkeit zeitweilig aus und ruhen dann auf dem Grunde. Ein künstliches Wachhalten erschöpft den Organismus sehr bald: Hunde sind nach vier- bis fünftägiger Schlaflosigkeit verloren, auch wenn man sie nunmehr schlafen läßt und warm hält (M. de Manacéine). Die Dauer des täglichen Schlafes beträgt beim Menschen unter normalen Verhältnissen etwa sieben bis acht Stunden. Bezüglich des zeitlichen Verlaufes der Schlaftiefe bestehen erhebliche individuelle Unterschiede, welche im allgemeinen gestatten, einen normalen Typus zu unterscheiden mit rasch (in etwa einer Stunde) erreichtem Maximum und anfangs raschem, dann langsamerem Absinken — ev. mit einem zweiten Maximum gegen Morgen — und einen anomalen, neurasthenischen Typus mit später sich einstellendem Maximum und langsamem Abfall (Kohlschütter, Mönninghoff und Piesbergen, Michelson, Römer, Weygandt). Während des Schlafes erweist sich neben der künstlichen Reizbarkeit der Hirnrinde (Tarchanoff) auch die Reflexerregbarkeit herabgesetzt — so die Sehnenreflexe und der Cremasterreflex (Rosenbach), die vasculären Reflexe (Patrizi), der Pupillarreflex (Berger und Loewy). Es spricht dieses Verhalten dagegen, daß im Schlafe eine alleinige Ausschaltung des Großhirns besteht — wenigstens zeigen bei künstlicher oder pathologischer Isolierung des Hirnstammes und des Rückenmarkes die Reflexe eine Steigerung (Rosenbach). Während des Schlafes ist auch die Nierensekretion herabgesetzt (Quincke), während die Arbeit der Verdauungsdrüsen anscheinend unbeeinflußt bleibt (Pawlow); die Sauerstoffaufnahme und die Kohlensäureabgabe hingegen ist vermindert (Saint-Martin). Eine Änderung der Hirntemperatur im Schlafe ist nicht zu konstatieren (A. Mosso). — Das Problem eines partiellen Schlafzustandes einzelner Gehirnabteilungen, ebenso die Frage der abwechselnden Tätigkeit je einer Hemisphäre ist mehrfach behandelt worden (M. de Manacéine, Stern). Man hat auch versucht, bestimmten Hirnteilen, so dem zentralen Höhlengrau, eine vorwiegende Beteiligung am Zustandekommen des Schlafes zuzuschreiben (R. Dubois, Z. Oppenheimer).

Von den zahlreichen Theorien über die Ursache des Schlafes ist wohl die zirkulatorische Theorie die älteste (Coppie 1854, Howell), und zwar sollte

eine spastische Anämie der Hirngefäße — in Antagonismus zu jenen der Haut — die Grundlage des Schlafzustandes sein. Gegen die Annahme eines Blutmangels im Gehirn während des Schlafes ist bereits Binz auf Grund von Versuchen mittels narkotischer Substanzen eingetreten. Am Kaninchen ist das Gehirn im Chloralschlafe deutlich blutreicher (Spehl). Die Studien an trepanierten Menschen haben, wenigstens zu Anfang des Schlafes, Hyperämie des Gehirns ergeben (Rummo und Ferranini, A. Czerny, Brodmann); ferner Sinken des Blutdruckes (Bruch und Fayerwather), verlangsamtes Fortschreiten der Pulswelle (Patrizi), Verstärkung der respiratorischen und pulsatorischen Schwankungen am Gehirn — bei affektfreiem Erwachen tritt Abnahme des Gehirnvolums ein (Brodmann[1]). — Gegenüber der unhaltbaren zirkulatorischen Theorie des Schlafes wurde besonders eingehend von Preyer die toxische Ermüdungstheorie vertreten; speziell sollte die Ablenkung des Blutsauerstoffs durch die zirkulierenden Ermüdungsstoffe, bzw. der Mangel an Sauerstoff in den Nervenzellen, die Veranlassung des Schlafes sein. Der toxischen Theorie haben sich angeschlossen Errera (Leukomainwirkung), Dubois (Winterschlaf = Kohlensäure-Acetonnarkose), Berger und Loewy, Bugnion, D. Querton.

Eine Hemmungstheorie des Schlafes hat Brown-Séquard vertreten[2]). Zugunsten einer solchen Vorstellung könnte die Entdeckung von Leduc angeführt werden, daß ein dem normalen Schlafe anscheinend gleichender Zustand — allerdings nach einleitender allgemeiner Muskelkontraktion — herbeigeführt werden kann durch Einwirkung gleichgerichteter Induktionsströme von geringer Spannung auf den Kopf (12 bis 30 Volt, 2 bis 10 M.-Amp., mit 150 bis 200 Unterbrechungen in der Sekunde).

Kurz erwähnt sei auch die meines Erachtens unannehmbare mechanische Theorie der Retraktion oder des Amöbeidismus von Lépine, Rabl-Rückhard, Duval, Tanzi, Lugaro, nach welcher beim Schlaf eine Unterbrechung der cerebralen Leitungsbahnen dadurch stattfinde, daß die als diskontinuierlich und freibeweglich angenommenen Endausbreitungen der Neuronen sich von den Anschlußzellen zurückziehen sollten.

Zahlreiche Tiere, zumal Vögel, lassen sich in einen schlafähnlichen Zustand von Bewegungslosigkeit dadurch versetzen, daß man sie längere Zeit in abnormen Körperlagen festhält. Dieses *Experimentum mirabile* von Schwenter (1636) und A. Kircher (1646) wurde durch Preyer, Danilewsky und J. Czermak eingehend wiederholt und von den beiden ersteren als reflektorischer Hemmungseffekt, von dem letzteren als optische Hypnose gedeutet. Der Versuch gelingt jedoch auch an geblendeten oder großhirnlosen Fröschen (Heubel, Danilewsky, Biernacki, Verworn). Nach Verworns exakter Analyse des Zustandes handelt es sich dabei darum, daß die Reflexbewegung, welche aus der betreffenden Lage in die normale Körperhaltung zurückführen würde, tonisch fixiert wird. Atmung und Herzschlag sind beschleunigt. Das Aufstehen beim „Erwachen“ geschieht nicht durch

---

[1]) Beim Erwachen der Fledermaus aus dem Winterschlaf erfolgt ein allmähliches Fortschreiten von medullaren und subcorticalen Funktionen zu corticalen (Merzbacher, Pflügers Arch. **97**, 569, 1903). — [2]) Die hohe Bedeutung des Abschließens der Sinneseindrücke für den Eintritt des Schlafes wird besonders gut illustriert durch die bekannte Beobachtung Strümpells, daß ein einseitig Blinder und Tauber, dessen Haut und Muskeln anästhetisch waren und dem auch Geruch und Geschmack fehlten, bei Abschluß seiner einzigen Sinnespforten, nämlich des einen Auges und Ohres, einschlief.

Nachlassen des Tonus, sondern durch einen erneuten Kontraktionsimpuls. Nach Verworn ist die Ähnlichkeit des *Experimentum mirabile* mit der menschlichen Hypnose, welche Danilewsky damit identifizierte (1891), eine ganz äußerliche (s. Lit. II.). — Betreffs der Hypnose am Menschen sei auf die Darstellungen folgender Autoren verwiesen: Moll, Preyer, Luys, Bernheim, Liébault, Minde, Hirsch, Benedikt, Björnström, Schrenck-Notzing, Löwenfeld u. a.

Bezüglich der subjektiven Erscheinungen im Schlafzustande, nämlich der Träume, muß hier ein Hinweis auf die reiche psychophysische Literatur genügen (s. Lit. III.). Dasselbe gilt von dem Problem über die Beziehungen zwischen Physischem und Psychischem, sowie von den Methoden und Ergebnissen der psychophysischen Forschung überhaupt (s. Lit. IV.).

Lit. I. Berger u. Loewy, Journ. de l'anat. et de la physiol. 1898, p. 364. — Binz, Arch. f. exp. Path. 6, 310, 1877. — Breisacher, Arch. f. Physiol. 1891, S. 321. — Brodmann, Journ. of Psychol. 1, 10, 1902. — Brown-Séquard, Arch. de physiol. 1889, p. 333. — Bruch u. Fayerwather, Am. Journ. of Physiol. 5, 199, 1901. — Bugnion, Arch. des sc. phys. et nat. 1898, p. 568. — Coppie (1854, 1872), The intracranial circulation. Edinburgh 1890. — A. Czerny, Wien. klin. Wochenschr. 1892, S. 56; JB. f. K. H. K. 1896, S. 337. — Delboeuf, Le sommeil et les rêves. Paris 1885. — R. Dubois (Schlafzentrum), Compt. rend. soc. biol. 53, 229, 1901. — Derselbe, ebenda 1895, p. 149, 814, 830. — Duval, Rev. de méd. 1894, p. 727; Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 86. — Errera, Sur de mécanisme du sommeil. Bruxelles 1895. — Derselbe, Compt. rend. soc. biol. 1891, p. 508. — Heerwagen, Wundts Philos. Stud. 5, 301, 1889. — Howell, Journ. of exp. med. 2, 313, 1897. — Kochs Biol. Zentralbl. 1891, S. 229. — Kohlschütter, Henles Ztschr. f. rat. Medizin 1862, auch D. J. Leipzig 1862. — Leduc, Compt. rend. soc. biol. 1903, p. 1297; Arch. d'éléct. méd. 1902, Nr. 118 u. 1903. — A. Lehmann, Die körperlichen Äußerungen psych. Zustände. (Umfass. Werk.) Leipzig 1899. — Lemoine, Du sommeil. Paris 1885. — Lépine, Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 85. — Liébault, Du sommeil et des états analogues. Paris 1866. — Derselbe, Le sommeil provoqué. Paris 1889. — M. de Manacéine, Arch. ital. de biol. 20, 326, 1894. — Maury, Le sommeil et les rêves. Paris 1878. — Michelson, Unters. über Schlaftiefe. D. J. Dorpat 1891. — Mönninghoff u. Piesbergen, Zeitschr. f. Biol. 19, S. 114, 1883. — Saint-Martin, Compt. rend. 105, 1124, 1887. — Nicard, Le sommeil normal. Lyon 1904. — Oppenheimer, Arch. f. Phys. 1902, S. 68. — Patrizi, Riv. di patol. ment. 1897; Arch. ital. de biol. 37, 252, 1902. — Pilcz, Wien. med. Wochenschr. 1891, Nr. 43. — Preyer, Über die Ursache des Schlafes. Stuttgart 1877. — Purkinje, Art. Wachen, Schlaf, Traum. Wagners Handwörterb. d. Physiol. 3 (2), 412, 1846. — Querton (Übers. d. Schlaftheorien), Trav. Solvay 2, 1, 1898. — Quincke, Arch. f. exp. Pathol. 7, 115. — Radestock, Schlaf und Traum. Leipzig 1878. — O. Rosenbach, Zeitschr. f. klin. Med. 1, 358, 1880. — Rosenbaum, Warum müssen wir schlafen? Berlin 1892. — Rummo u. Ferranini, Compt. rend. 104, 310; Arch. ital. de biol. 1887, p. 57; Verh. d. internat. med. Kongr. 2, 74, 1891. — Scholz, Schlaf u. Traum. Leipzig 1887. — Serguéyeff, Phys. de la veille et du sommeil 2 Bde. Paris 1890. — Siemens, Arch. f. Psychiat. 9 (3), 72, 1878. — Spehl, L'encéphale 1887, p. 55. — Spitta, Schlaf und Traumzustände. 2. Aufl. Freiburg 1892. — Stern, Berl. klin. Wochenschr. 1894, S. 1111. — Strümpell, Pflügers Arch. 15, 573, 1877. — Tarchanoff, Arch. ital. de biol. 1894, p. 314.

Lit. II. Biernacki, Arch. de physiol. 1891, p. 295. — J. Czermak, Pflügers Arch. 7, 107, 1873. — Danilewsky, ebenda 24, 489, 595, 1881. — Heidenhain, Der tier. Magnetismus. Leipzig 1880. — Heubel, Pflügers Arch. 14, 158, 1876. — L. Hellmann, Berl. tierärztl. Wochenschr. 1900, S. 517. — Stefanowska, Trav. Solvay. 5, 185, 1902. — Preyer, Zentralbl. f. med. Wiss. 1873, S. 177. — Derselbe, Der tier. Hypnotismus. Jena 1878. — Verworn, Beitr. z. Physiol. d. Zentralnervensystems. I. Teil. Die sogen. Hypnose der Tiere. Jena 1898.

Lit. III. Binz, Über den Traum. Bonn 1878. — Ives Delage, Rev. scient. 1891, p. 40. — Freud, Die Traumdeutung. Wien 1900. — Gießler, Aus den

Tiefen des Traumlebens. Halle 1890; Die physiol. Bez. der Traumvorgänge. Halle 1896; Allg. Zeitschr. f. Psych. 1901, S. 164. — Graffunder, Traum und Traumdeutung, 1894. — Kazowsky, N. Zentralbl. 1901, Nr. 11. — Leidesdorf, Das Traumleben. Wien 1880. — Mourre, Rev. philos. 55, 503, 634, 1903. — A. Pilcz, Monatsschr. f. Psychiat. u. Neurol. 1899. — Richardson, Asclepiad. 9, 129. London 1892. — Rousseau, Rev. philos. 55, 411, 1903. — Siebeck, Das Traumleben der Seele. Nr. 279. Samml. Virchow-Holtzendorf. 1877. — Simon, Le monde des rêves. Paris 1888. — Strümpell, Natur u. Entstehung der Träume. Leipzig 1877. — Stumpf, Der Traum u. seine Deutung. Leipzig 1899. — Tannery, Rev. philos. 23, 636, 1898. — Tissié, Les rêves. Paris 1890. — Vaschide, Riv. sp. di fren. 24, 21, 1898; Compt. rend. 129, 183, 1899. — Vold, Rev. d'hypnot. 1896, p. 459. — Volkelt, Die Traumphantasie. Stuttgart 1875. — Weygandt, Entstehung der Träume. (Eingehende Lit.-Übersicht.) Leipzig. D. J. 1893; Philos. Stud. 20, 456, 1901. — Wundt (Veranl. d. Tr. durch Sinnesreize), Phys. Psychologie, 4. Aufl., 2, 536.

Lit. IV. Bechterew, Bewußtsein und Hirnlokalisation. Leipzig 1898. — S. Exner, Entwurf einer physiol. Erkl. d. psych. Ersch. I. Teil. Wien 1894. — Ebbinghaus, Psychologie 1. Leipzig 1902. — G. Th. Fechner, Psychophysik. Leipzig 1860. — Flechsig, Gehirn u. Seele. Leipzig 1896. — A. Forel, Gehirn u. Seele. 3. A. Bonn 1895. — E. Hering, S. B. der Wien. Akad. 72, 310, 1875; Zur Lehre vom Lichtsinne. Wien 1874; Der Raumsinn. Hermanns H. B. 3 (1), 1879. — Heymans, Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. 17, 62, 1898. — J. v. Kries, ebenda 8, 1, 1895; Die mat. Grundlagen der Bewußtseinserschein. Tübingen 1901. — Külpe, Zeitschr. f. Hypnot. 3, 97, 1898. — Lipps, Grundtatsachen des Seelenlebens. Bonn 1883; Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. 25, 161, 1901. — Mach, Analyse der Empfindungen. 4. Aufl. Jena 1903. — G. E. Müller, Die Gesichtspunkte und die Tatsachen der psychophysischen Methodik. Ergeb. d. Physiol. 2 (2), 267—516, 1903. — Rehmke, Allg. Psychologie. 2. A. Frankfurt 1905. — P. Schultz, Gehirn und Seele. Z. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. 32, 200, 1903. — W. Schuppe, Der Zusammenhang von Leib u. Seele. Wiesbaden 1902. — C. A. Strong, Z. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. 33, 48, 1904. — Stumpf, Leib u. Seele. 2. A. Leipzig 1903. — W. Wundt, Grundz. d. physiol. Psychologie. 5. A. Leipzig 1902; Über psychol. Kausalität und das Prinzip des psycho-phys. Parallelismus. Philos. Stud. 10, 1, 1894. — Ziehen, Über allg. Bez. zw. Gehirn u. Seelenleben. Leipzig 1902.

Viertes Kapitel.

Experimentelle Verletzungen der Großhirnrinde bei Tieren.

Zur Kontrolle und Ergänzung der Reizversuche, welche zunächst nur über die corticale Innervation der Bewegung Aufschluß geben, speziell aber zur Feststellung der lokalen sensiblen Funktionen der Hirnrinde wird nach dem Vorgange von Hitzig (1870) die Methode angewendet, engbegrenzte Läsionen der Oberfläche zu erzeugen (Exzision, Um- oder Unterschneidung [1]), Ätzung, bloße Aufdeckung — im Gegensatze zu den ausgedehnten Zerstörungen nach Goltz) und die Ausfallserscheinungen systematisch zu studieren. (Über die besonderen Untersuchungsmethoden s. später.)

Die so erhaltenen Daten über Rindenlokalisation stehen allerdings an topischer Präzision und Isolierung hinter den Aufschlüssen der künstlichen

[1]) Die Gleichwertigkeit von Umschneidung engbegrenzter Stellen und Exstirpation haben Paneth (1885), Marique (Thèse, Bruxelles 1885) und Schäfer (Journ. of Physiol. 26, 23, 1901) dargetan. — Eine sehr exakte Läsionsmethode stellt das Lehmannsche Absaugeverfahren dar (Virch. Arch. 106, 258, 1886).

Reizung zurück, wofür speziell eine ganze Reihe von Komplikationen verantwortlich zu machen ist. Zunächst trifft auch eine beschränkte Verletzung im Gehirn sehr leicht mehrere eng benachbarte Rindenzentren zugleich, zumal an kleinen Tiergehirnen. Auch schädigt sie nicht bloß die von der betreffenden Stelle absteigenden oder dorthin aufsteigenden Leitungsbahnen, sondern auch die Verbindungen oder Binnenleitungen mit anderen Rindenpartien, welche infolge dieser Störung selbst wiederum unter abnormen Bedingungen funktionieren. — Überdies führt ein noch so beschränkter Eingriff zu einer mehr oder weniger ausgebreiteten Zirkulationsstörung. Ja schon eine einfache Trepanation mit Entfernen der Dura und Bloßlegen der Pia über einer Hirnwindung vermag die Druckverhältnisse in der Schädelkapsel derart zu ändern, daß erhebliche Störungen des Blutumlaufes, der Liquorverteilung und der Ernährung im Gehirn, ja Blutergüsse selbst in relativ großer Distanz eintreten (Hitzig, G. A. 2, 38—46)[1]. Ganz oberflächliche Rindenabtragungen von 2 bis 3 mm Tiefe sind nicht selten von keilförmig in die Tiefe, eventuell bis an den Seitenventrikel reichenden Blutungen oder Thrombosen, speziell auch von zahlreichen, verbreiteten, kaum sichtbaren Capillarblutungen gefolgt (Hitzig, G. A. 2, 553—554, nach anatomischen Untersuchungen Edingers). Durch diese werden, je tiefer sie reichen, um so mehr „fremde" Faserzüge angeschnitten, welche nicht der betreffenden Windung, sondern eventuell weit abliegenden zugehören und bloß in tangentialer Richtung unter dieser Rindenstelle dahinziehen. Als Beispiele seien genannt die Schleifen bildenden Stabkranzbündel aus der Zentralzone im Marke des Stirnpoles beim Menschen und anthropoiden Affen (Flechsig, 1904, S. 76 u. 203), ferner die Strahlung des Hinterhauptslappens bzw. der Sehsphäre bei Mensch und Affe in relativ geringer Tiefe unter der Scheitelrinde, speziell unter dem *Gyrus angularis* (Wernickes sagittale Markleiste, Munk, G. M. 9, 124; Flechsig, 1904, S. 76), endlich die vom Occipitalhirn zum Sehhügel und äußeren Kniehöcker ziehenden Fasermassen unter der Parietooccipitalrinde bzw. Sehsphäre Munks beim Hunde (Edinger, Hitzig, G. A. 2, 553). Daß durch solche Nebenverletzungen oder Fernwirkungen die Beziehung der Ausfallserscheinungen auf die Rindenläsion ganz oder zum Teil unrichtig werden kann, ist selbstverständlich. In analoger Weise wirken örtliche Entzündungen und nachfolgende Erweichungen. Auch ist an die Möglichkeit zu denken, daß „fremde" Faserzüge durch akute, degenerative Schwellung direkt lädierter Nachbarfasern vielleicht gedrückt und geschädigt werden könnten, zumal bei dichter Durchkreuzung (z. B. der Pyramiden, Rothmann[2]).

[1]) Bereits Schiff und Brown-Séquard beobachteten gelegentlich nach Läsionen der Hirnrinde Blutungen im Streifen- und Sehhügel oder in der Brücke. Andererseits sah Albertoni Hirnblutungen nach Verletzung des Halsmarkes (1878). — [2]) Neurol. Zentralbl. 1896, S. 494; vgl. aber auch Arch. f. Psychiat. 33, 292, 1900. — Inwieweit für gewisse vorübergehende Ausfallserscheinungen auch direkte nervöse Hemmungswirkungen von der Hirnrinde aus in Betracht kommen, muß dahingestellt bleiben. Goltz (Pflügers Arch. 34, 504; 51, 604) hat eine solche Annahme in sehr weitem Umfange vertreten, Hitzig (1876, G. A. 1, 214; 2, 125, 131) sie jedoch zum mindesten sehr eingeschränkt. H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1892, S. 679) hat, ähnlich wie Goltz, die anfängliche Herabsetzung der Gemeinreflexe nach Rindenexstirpation auf eine Hemmung von der Wundstelle aus bezogen.

Während die bisher genannten Umstände die Ausfallserscheinungen vermehren, ist eine Fülle von Restitutions- oder Kompensationseinrichtungen (s. später) geeignet, eine Minderung und Verdeckung der Verletzungseffekte herbeizuführen. Auf dieses Verhalten hat uns u. a. schon die Erfahrung vorbereitet, daß dieselben Muskeln, zumal des Kopfes und der Augen, von mehreren Reizstellen derselben Hemisphäre, aber auch von der anderen Hirnhälfte aus, in Tätigkeit versetzt werden können.

Bastian, Brain **10**, 1, 1887. — Bechterew, Pflügers Arch. **35**, 137, 1884. — Derselbe, Russ. Arch. f. Psychiat. 1897, S. 462. — Bianchi, La Psichiat. 1883, 1885. — Derselbe, Arch. ital. de biol. 1895, p. 102 und Brain **18**, 497, 1895. — Biedl, Wien. klin. Wochenschr. 1897, S. 635. — Bochefontaine und Viel, Compt. rend. **85**, 1237. — R. du Bois-Reymond und Silex, Arch. f. Physiol. 1899, S. 174. — H. de Boyer, Étud. clin. sur les lés. cort., Paris 1879. — Brown-Séquard, Arch de physiol. 1875, p. 854. — Derselbe, Arch. de physiol. 1893, p. 203. — Carville und Duret, Gaz. méd. Paris Nr. 2, 43, 1874; Arch. de physiol 1875, p. 353; Vgl. Hitzig, G. A. **1**, 112, 208 bis 213. — Duret, Étud. exp. et clin. sur les traum. cérébr. **1**, Paris 1878. — Dupuy, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 789. — Derselbe, ebenda 1888, p. 310. — Eckhard, Zentralbl. f. Physiol. 1898, S. 1. — Eulenburg und Landois, Zentralbl. f. med. Wiss. 1876, S. 260; Virchows Arch. **66**, 489 u. **68**, 245; Compt. rend. **82**, 564; Berl. klin. Wochenschr. 1876, Nr. 42, 43. — Exner und Paneth, Pflügers Arch. **40**, 62, 1887; **41**, 349, 1887; **44**, 544, 1888. — Fasola, Riv. sperim. 1895, p. 434. — Ferrier, Philos. Trans. **165** B., 433, 1875; On cerebral localisation London 1890, D. Übers. von Weiss, Wien 1892. — Ferrier und Yeo, Proc. Roy. Soc. 1883, p. 222; Philos. Trans. B. 1884, p. 532; Vgl. H. Munk, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1892, S. 679. — Ferrier u. Turner, Philos. Trans. **190** B., 35, 1898. — Flechsig, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904, I. Teil, S. 50 bis 104, II. Teil, S. 177 bis 248. — D. Frank, Arch. f. Physiol. 1900, S. 209. — Sh. J. Franz, Am. Journ. of Physiol. **8**, 1, 1902. — Friedmann, Neur. Zentralbl. 1902, S. 387. — Gerwer und Bechterew, Russ. Arch. f. Psychiat. 1899; Arch. f. Physiol. 1902, S. 276. — Goltz, Pflügers Arch. **13**, 1, 1876; Ges. Abh. 1881, S. 35; Pflügers Arch. **34**, 473, 1884; Berl. klin. Wochenschr. 1884, S. 313; Pflügers Arch. **42**, 440, 1888. — Großglick, Arch. f. Physiol. 1895, S. 98. — Grünbaum und Sherrington, Proc. Roy. Soc. 1903, p. 153. — Guyon, Arch. de méd. exp. **6**, 706, 1895. — Hadden und Ballance, St. Thomas Hosp. Rep. 1891, p. 273. — Heger und Demoor, Trav. Inst. Solvay **2**, 3, 1898. — Heitler, Wien. med. J. B. 1875, S. 59. — Herzen und Löwenthal, Rec. zool. suisse **4**, 71, 1886. — Imamura, Pflügers Arch. **100**, 495, 1903. — Kalberlah, Arch. f. Psychiat. **37**, Heft 3, 1903. — Krause, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1883, 1121; Arch. f. Physiol. 1884, S. 203. — Kriwortow und Goltz, Pflügers Arch. **28**, 579, 1882. — Kuessner, Zentralbl. f. med. Wiss. 1877, 821 (vgl. auch 848). — Lewandowsky, Journ. f. Psych. und Neur. **1**, 72, 1902. — Luciani und Tamburini, Sui centri psicosensori corticali. Reggio-Emilia 1878. — Luciani, Brain **26**, 145, 1884. — Luciani u. Seppilli, Die Funktionslok. auf der Großhirnrinde. Übers. v. Fränkel, Leipzig 1886. — Marique, Rech. exp. sur le cerveau, Bruxelles 1885. — Lo Monaco u. Tomassi, Riv. sperim. **27**, 132, 1901. — Moolmann, Pflügers Arch. **20**, 38, 1879. — Mott, Journ. of Physiol. **15**, 464, 1898. — Nothnagel, Virch. Arch. **57**, 184, 1873. — Derselbe, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, S. 209 und Virch. Arch. **68**, 26. — Onodi, Wien. klin. Rundsch. 1902, S. 304; Arch. f. Laryngol. **14**, Heft 1, 1903. — Osawa, Physiol.-Kongreß zu Turin 1901. — Ossipow, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl., S. 1. — Ott, Philad. Med. News **51**, 674; Journ. of nerv. and ment. diseas. 1888, p. 85. — Paneth, Pflügers Arch. **37**, 623, 1885. — Prévost, Sur la déviation conjuguée, Thèse Paris 1868; Travaux Genève **2** (1900). — Probst, Arch. f. Anat. 1903, S. 138. — Raudnitz, Virch. Arch. **101**, 276, 1885. — Richet, Compt. rend. **98**, 827, 1884. — Schäfer u. Horsley, Brain 1888, p. 362; Philos. Trans. **179**, 1, 1888; Journ. of Physiol. **23**, 310, 1898. — Schäfer, Horsley, S. Brown, Philos. Trans. **179** B., 18, 1888; Brain **10** 362, 1888; **11**, 159, 1889. — Schäfer, Journ. of Physiol. **26**, 23, 1901. — Schiff, Lez. di fisiol. 1873, Firenze; Arch. f. exp. Pathol. **3**, 171, 1875; Riv. sperim. 1876, Heft 1.

Schipow und Bechterew, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl. S. 147. — Schrader, Arch. f. exp. Pathol. 29, 55, 1891. — Semon und Horsley, Brit. Med. Journ. 1889, p. 1383. — Tonnini, Riv. sperim. 1889. — Trapeznikoff und Bechterew, Die zentrale Innerv. des Schluckaktes, D. J. Petersburg 1897 und Arch f. Physiol. 1902, S. 276. — Tripier (exp. Anaesthesie), Compt. rend. soc. biol. 90, 131, 1880. — Tscheschichin, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866, S. 151 und Deutsch. Arch. f. klin. Med. 2, 588, 1867. — Vitzou, Arch. de physiol. 5, 688, 1893. — Vulpian, Arch. de physiol. 1876, p. 814. — Wernicke, Arch. f. Physiol. 1880, Suppl. S. 184 und 1881, S. 171.

A. Läsionen in der sog. erregbaren oder motorischen Zone.

(Körperfühlsphäre nach Munk.)

Die experimentelle Verletzung der durch elektrische Untersuchung aufgefundenen Reizstellen erzeugt Störungen in denselben Körperteilen, deren Muskeln von dort aus zur Kontraktion gebracht werden können. Diese Störungen betreffen die Motilität und die Sensibilität dieser Partien. Die letztere, auf welche wir nur aus dem spontanen Verhalten und aus der Reaktionsweise des Tieres schließen können, erweist sich dabei als ebenso „lokalisiert“, wie es bezüglich der Motilität bereits die Reizversuche lehrten; auch zeigt sich die Sensibilität der einzelnen Körperabschnitte, wenigstens in gewissen Qualitäten, speziell die Sensibilität der Bewegungsorgane selbst, allgemein gesprochen an dieselben Rindenregionen geknüpft, von welchen aus Bewegungen der betreffenden Körpersegmente künstlich auszulösen sind. Die entsprechenden Felder, über deren Abgrenzung noch im Detail zu handeln ist, können demnach mit dem Sammelnamen „sensomotorische Zentren“ bezeichnet werden. Allerdings sei nicht verschwiegen, daß die Abgrenzung der sensiblen und der motorischen Störungen gegeneinander im Tierexperiment nicht selten schwierig, ja willkürlich ist; erst die objektive und subjektive Analyse ähnlicher Störungen beim Menschen, z. B. der Ataxie, gibt darüber sicheren Aufschluß.

Bezüglich der Methoden zur Untersuchung der Bewegung und Empfindung sei hier speziell hingewiesen auf das von Hitzig (1874, speziell G. A. 2, 75) angegebene Verfahren, die Tiere in der „Schwebe“ zu prüfen. Die vier Extremitäten werden durch die Löcher eines viereckigen Tuches gezogen, dieses über den Rücken zusammengeschlagen und mittels mehrerer Haken an dem Horizontalbalken eines vierbeinigen Holzgestelles in solcher Höhe aufgehängt, daß die Beine über dem Boden schweben. Von besonderer Bedeutung ist dieses Verfahren für die Untersuchung des Gesichtssinnes. — Ein ähnliches Gestell, in welchem die Hunde durch Beinmanschetten oder Beingürtel (Ketten mit Schlauch überzogen, von dem verstellbaren Horizontalbalken herabhängend) stehend erhalten werden, ist von J. P. Pawlow zur Beobachtung von Absonderungsvorgängen angegeben worden.

1. Extremitätenregion.

Sensibilität des Bewegungsapparates (Muskelbewußtsein oder Muskelsinn. Ataxie).

Nach den Reizversuchen umfaßt die Extremitätenregion beim Hunde das laterale Viertel des *Gyr. sigm. ant.* und den *Gyr. sigm. post.* Die Exstirpation, Schnitt- oder Stichläsion, selbst die Abtragung der Dura und Bloßlegung der Pia (Hitzig, G. A. 2, 174, vgl. auch Dupuy) innerhalb der Focusgegend für

die Vorderpfote veranlaßt Innervationsstörungen [1]), welche sich mitunter völlig auf die vordere Extremität der Gegenseite beschränken, häufiger jedoch, offenbar infolge von Ausbreitung der Läsion, das Hinterbein mitbetreffen [Hitzig seit 1870, G. A. **1**, 32 bis 34, 95 bis 105, 217 bis 229; **2**, 1 bis 22, 88 bis 97, 162 bis 168, 181 bis 204, 249 bis 276; vgl. auch Arch. f. Psychiat. **36** (3)]. Doch gelingt es auch, eine isolierte Affektion des Hinterbeines zu erzielen, und zwar durch Einschnitt oder Stich in das mediale Ende des *Gyr. sigm. post.* Allerdings lassen sich durch Läsion gerade in der sogenannten erregbaren Zone die einzelnen sensomotorischen Innervationsgebiete nur in unvollkommener Weise gegeneinander abgrenzen [2]).

Nach der angedeuteten Operation wird die Pfote der Gegenseite beim Stehen wie beim Laufen unzweckmäßig aufgesetzt, bald mehr nach innen, bald mehr nach außen als die andere, event. sogar mit dem Dorsum statt mit der Sohle. Die Rotation im Schultergelenk überschreitet das normale Maß meist in medialer Richtung. Auch ungewohnte Stellungen, welche man passiv der Extremität gibt — z. B. Aufsetzen auf den Fußrücken oder zwischen die drei anderen Beine oder Herabhängenlassen über die Tischkante oder Senken der Unterstützungsfläche des Beines (Falltürversuch nach Goltz) — läßt das Tier lange Zeit bestehen, während der normale Hund sich sträubt und beim Freilassen sofort eine korrigierende Bewegung ausführt. Ja, wenn man einem Hunde die geschädigte Vorder- und Hinterpfote passiv auf das Dorsum aufgesetzt hat und nun die andere Vorderpfote aufhebt, bleibt er dennoch in derselben Position stehen (Hitzig, G. A. **2**, 92). — Beim Emporheben des Tieres hängt die Pfote unter abnormer Drehung im Schultergelenk und unter Deviation der Wirbelsäule (Goltz), mit Krallenstellung der Zehen im allgemeinen gestreckt herab; läßt man den Hund aus der Schwebe auf den Boden zu stehen kommen, so sucht er sich vergeblich aufrecht zu halten und fällt schließlich nach der Seite der lädierten Pfote. Auch beim Laufen, zumal auf glatter Unterlage oder auf einer Treppe (H. Munk, G. M. **3**, 36, 1878), dann beim Umwenden, sowie beim Sitzen besteht eine charakteristische Unsicherheit der geschädigten Pfote; sie gleitet leicht aus oder knickt ein, so daß das Tier event. auf die Seite zu fallen oder zu liegen kommt. An den Tischrand gestellt, tritt der Hund ins Leere, so daß er herunterfällt, und zwar auch bei ungestörter Reaktion auf optische Eindrücke. Er stößt ferner mit dem kranken Bein, nie aber mit dem gesunden oder mit dem Kopfe gegen eine Leiste oder ein Seil, welches nahe dem Boden quer ausgespannt ist (Hitzig). — Das geschilderte Verhalten wurde von Hitzig nicht bloß am Hunde, sondern auch für das Meerschweinchen konstatiert, von Nothnagel für Kaninchen und Hund bestätigt (Injektion von Chromsäuretropfen), ebenso von Carville u. Duret,

---

[1]) Störungen gleicher Art hatten bereits früher Bouillaud (Magendies Journ. **10**), Vulpian (Leçons 1866) und Schiff (Lez. 1873) beobachtet, jedoch ohne irgendwelche Lokalisation festzustellen. — [2]) Auch H. Munk bemerkt, daß sich ganz genaue Grenzen für die von ihm unterschiedenen Rindenregionen oder Sinnessphären nicht ziehen lassen. Zur Hinterbeinregion des Hundes rechnete er anfangs auch noch den an den *Gyr. sigm. post.* angrenzenden Teil der äußersten Bogenwindung (III. M., S. 22), später nur die mediale Hälfte des *Gyr. sigm. post.* (IV. M., S. 50), dann (Berl. Sitzungsber. 1892) auch einen Teil des medialen Drittels des *Gyr. sigm. ant.*

Schiff (Lez., p. 536), Bochefontaine u. Viel (Silbernitratinjektion), H. Munk (G. M. 3, 33, 1878), Luciani mit Tamburini und Seppilli, Bianchi, Marique, Exner u. Paneth, Tonnini[1]).

Jener unzweckmäßige Gebrauch der Extremitäten, die dem Verhalten bei menschlicher Tabes vergleichbare Ataxie der Bewegungen ist zweifellos aufzufassen als eine Störung der Sensibilität des Bewegungsapparates. Hitzig (G. A. 1, 32 ff., 59 ff., 109 bis 112, 220 bis 229; 2, 609 bis 618) definiert sie als Ausfall im Muskelbewußtsein und in der Vorstellungstätigkeit, als Verlust der Lage- und Bewegungsvorstellungen wie -empfindungen, somit der Orientierung über den jeweiligen Zustand der Glieder; Nothnagel und Ch. Bastian sprechen einfach von kinästhetischen Störungen oder Störungen des sogenannten Muskelsinnes[2]).

Dazu sei bemerkt, daß unmittelbare Muskelspannungsempfindungen, ein direktes Stellungsbewußtsein oder eine Wahrnehmung der Gliederhaltung (im Sinne der älteren Theorie des Muskelsinnes) nicht annehmbar sind. Vielmehr ist m. E. eine bestimmte Kontraktionsverteilung, ein bestimmtes objektives Spannungsbild mit einer Lokalisationsempfindung — z. B. eine angenähert symmetrische Konvergenzstellung der Augen mit Medianempfindung — in der Weise verknüpft, daß die Muskelspannungen „sensible" Erregungen, nicht Empfindungen bedingen, und daß deren unbewußter Komplex eine relativ einfache Empfindung als seinen psychischen Endeffekt hervorruft (Theorie von der sensorischen Bedeutung der Augenmuskeln für die absolute Lokalisation (Tschermak). Es wird nicht jenes objektive Bild wahrgenommen; seine einzelnen Komponenten bzw. die dadurch ausgelösten „sensiblen" Erregungen besitzen keine Bewußtseinskorrelate[3]). Ein analoges Verhältnis besteht zwischen unserer

[1]) Bei neugeborenen Tieren mit unerregbarer, markloser Hirnrinde verursacht die Exstirpation der Extremitätenregion keine merkliche Bewegungsstörung. (Soltmann, Jahresber. f. K. H. K. 9, 106, 1875; vgl. auch Bechterew, Med. Obosrenje 1890, Nr. 4). — [2]) Nach H. Munk (1878, III. M., S. 33, 38 bis 41; IV. M., S. 46 bis 49) fallen bei unvollständiger Exstirpation der als Fühlsphäre der einzelnen Körperteile bezeichneten Region die Gefühlsvorstellungen oder Erinnerungsbilder für den betreffenden Körperteil (Berührungs- oder Druckvorstellungen, Lage-, Bewegungs-, Tastvorstellungen) aus: es resultiert ein als Seelenlähmung bzw. Seelenbewegungslosigkeit und Seelengefühllosigkeit bezeichneter Zustand. Bei vollständiger Zerstörung gehen neben den Gefühlsvorstellungen auch die Gefühle selbst (Haut-, Muskel-, Innervationsgefühle) verloren: es tritt Rindenlähmung bzw. Rindenbewegungslosigkeit und Rindengefühllosigkeit des Körperteiles ein. — Schiff hatte die von Hitzig beschriebenen Erscheinungen irrtümlich auf bloßen Ausfall der Hautsensibilität bezogen und die Reizeffekte als Reflexe auf Reizung sensibler Rindenzentren gedeutet, obwohl für viele Reizeffekte vergleichbare Reflexbewegungen völlig fehlen (vgl. Hitzig, G. A. 1, 233; ebenso Schäfer, Journ. of Physiol. 23, 310, 1898 und Textbook of Physiol. 2, 727, 1900). Von J. Loeb (Pflügers Arch. 39, 287. Vergl. Gehirnphysiologie 1899, S. 172 ff. — Hitzigs Kritik G. A. 2, 89 bis 97) wurden die oben beschriebenen Innervationsstörungen (analog die posthemiplegische Kontraktur beim Menschen) auf abnorme Erschlaffung gewisser Muskelgruppen, speziell der Strecker, und auf Abnahme der Hautsensibilität bezogen. — Goltz (G. A., S. 35) erklärte die Störung des Muskelbewußtseins als eine untrennbare Teilerscheinung der Abstumpfung der Empfindung im allgemeinen. Damit stimmt wesentlich überein der Satz Hitzigs (G. A. 2, 15, 96), daß „die gesamten Zustände des betreffenden Gliedes im Sensorium des Tieres zeitweise ausgelöscht erscheinen". — [3]) Hitzig hat „die vollkommene Beherrschung der feinsten Einzelheiten der Muskelbewegungen durch das Sensorium, ohne daß dieses doch zu einer bewußten Kenntnis der Muskelzustände gelangt", darauf bezogen, daß „das Kleinhirn in Verein mit den ihm beigeordneten subcorticalen Organen zur Bildung von Vorstellungen niederer Ordnung befähigt sei und diese Vorstellungen dem Großhirn als ein Ganzes übermittle". [Der Schwindel, Nothnagels Spez. Pathologie 12, (2, 3), 46].

Bewegungsintention, bzw. Bewegungs- und Stellungsvorstellung, und der Verteilungsweise der Kontraktion auf die einzelnen Muskeln, dem objektiven Kontraktions- oder Spannungsbilde, dessen einzelne Komponenten nicht „gewollt“ sind. Dieses Bild ist in beiden Fällen, allgemein gesprochen, ein sehr kompliziertes, die damit verknüpfte Empfindung oder Vorstellung bzw. Intention kann eine sehr einfache sein, z. B. die Empfindung „gerade vorn“ bzw. „gleich hoch“ oder die Intention eine einfache Armbeugung auszuführen (vgl. A. Tschermak, Arch. f. Ophth. 55, 40 ff., 1902).

Sensibilität oder Sinnesfunktionen der Haut. (Tast-Drucksinn, Schmerzempfindlichkeit, Temperatursinn.)

Neben der Sensibilität des Bewegungsapparates werden bei Exstirpation der Extremitätenregion auch die Sinnesqualitäten der Haut der betreffenden Körperabschnitte geschädigt. Allerdings scheint diese Störung einen geringeren Grad zu besitzen als die erstbeschriebene und rascher ausgeglichen oder kompensiert zu werden; überhaupt geht der Defekt der Hautsensibilität, was Intensität, segmentale Ausbreitung und zeitlichen Verlauf anbelangt, nicht notwendig parallel mit der Beeinträchtigung des Muskelsinnes, welche die Ataxie der Bewegungen bedingt. Weit mehr als für den Hund gilt dies für den Affen. Bei dem ersteren spricht das immerhin grobe Läsionsexperiment für eine gewisse Koinzidenz [1]) der motorischen Reizstellen und der Rindenfelder des Muskelsinnes und der Hautsensibilität (vgl. speziell H. Munk, G. M. 3, 4 und Berl. Sitzungsber. 1899, S. 936) und für Ausdehnung der Felder vom *Gyr. sigmoides* auf den angrenzenden Teil der medialen Randwindung (Lo Monaco). Bezüglich der weit größeren Oberfläche des Affenhirns ist wohl schon aus den Exstirpationsergebnissen der Schluß abzuleiten, daß sich die sensiblen und die motorischen Zentren nur teilweise decken. Die sensiblen erscheinen innerhalb der Rolandoschen Region gegen die motorischen nach hinten verschoben. Während diese die vordere Zentralwindung und die Wände der *Fiss. Rolandi* einnehmen (Hitzig, Sherrington), erstrecken sich jene von dem Deckungsbereiche in der Fissur noch auf die hintere Zentralwindung. Die freie Konvexität der vorderen Windung erscheint rein motorisch, die der hinteren rein sensibel. In den Wänden der Rolandoschen Furche ist etwa das Rindenfeld des Muskelsinnes, nach hinten anschließend jenes der Hautsensibilität (wenigstens für gewisse Qualitäten) anzunehmen. Damit erscheint jedoch weder das Rindenfeld der Motilität, noch jenes der Sensibilität erschöpft. Es kommen vielmehr noch die medial und vorn angrenzenden Hirnpartien, und zwar neben dem *Lob. paracentralis* die mittlere und vordere Partie des *Gyr. fornicatus* und die hintere Abteilung der ersten Stirnwindung in Betracht, ohne daß sich hier ein Bereich ausschließlich für Motilität oder Sensibilität abgrenzen läßt. Zur Begründung des eben entworfenen Bildes reichen allerdings die Resultate der Exstirpationsversuche am Affen nicht völlig aus; zur Ergänzung wurden schon hier die Analogieschlüsse verwertet, welche sich aus den pathologischen, tektonischen und rindenhistologischen Befunden am Menschen (speziell nach Flechsig) ergeben. — Vielleicht besteht ferner für die Sinnesqualitäten der einzelnen Hautregionen jeder Körperhälfte eine Vertretung in beiden Hemisphären,

[1]) Die Rindenhistologie scheint auch beim Hunde auf eine feinere Differenzierung, analog wie beim Menschen und Affen, hinzuweisen (siehe unten).

wofür die häufig festgestellte Unvollständigkeit des Ausfalls selbst bei umfangreichen Verletzungen angeführt werden könnte.

Während die ersten Beobachtungen Hitzigs (G. A. 1, 33, 1870) an Hunden nach eng umschriebenen Verletzungen keine Änderung bezüglich der Reaktion beider Körperhälften auf schmerzerregende Berührungs- und Druckreize hatten erkennen lassen, gelang es Hermann u. Borosnyai sowie Schiff (Lez., p. 529) nach Exstirpation der Extremitätenregion, wenigstens zu Anfang, eine Abstumpfung des Tastsinnes auf der Gegenseite nachzuweisen. Hitzig (G. A. 1, 234; 2, 11 bis 22, 89; Arch. f. Psychiat. 1876, S. 701) bestätigte dieses Ergebnis bei nicht allzu beschränkten Eingriffen; speziell fand er das reflektorische, blitzartige Zurückziehen der Pfote auf „Begreifen“, d. h. gleichzeitiges Anfassen von Fußrücken und Sohle, auf der Gegenseite weniger ausgesprochen oder fehlend. Andererseits betonte er (G. A. 1, 221; 2, 611, 615) jedoch gegenüber Schiff, welcher irrtümlicherweise auch die oben geschilderten, ataktischen Erscheinungen auf eine Störung der Hautsensibilität bezogen hatte, die Notwendigkeit, zwischen dieser und den sensiblen Eigenschaften des Bewegungsapparates zu unterscheiden. Die Störung zeigt auch auf beiden Gebieten einen selbständigen Verlauf. So besteht die Schädigung des „Muskelbewußtseins“ noch nach Restitution der Berührungsempfindlichkeit fort: wenn der Hund bereits bei leisem Aufsetzen der Nadel hinsieht, bei Zustechen oder bei Berührung mit der Hand die Pfote wegzieht, läßt er doch noch den Fuß passiv auf das Dorsum aufsetzen (Hitzig, G. A. 1, 221).

Während auf der gesunden Seite schon der erste Stich mit einer Nadel den Hund hinsehen oder zubeißen und das Bein zurückziehen läßt, treten auf der geschädigten Seite anfangs erst auf schmerzhafte Reize, auf starken Druck (später bereits auf schwachen Druck) oder auf wiederholte Stiche reaktive Gemeinschaftsbewegungen aller Extremitäten ein, nämlich Schwimm- oder Strampelbewegungen (Hitzig, G. A. 1, 20; Berl. klin. Wochenschr. 1886, Nr. 40; H. Munk, Berl. Sitzungsber. 1892, S. 679).

Auch H. Munk (G. M. 3, 33; 4 [1878]; ferner Berl. Sitzungsber. 1892, S. 679; 1896, S. 1131 — ebenso später Brown-Séquard) bestätigte beim Hunde die Störung der Reaktion auf Berührung mit Pinsel, Stab, Finger und auf schwachen Druck. Es gelang ihm ferner, Sensibilitätsstörungen beim Affen nach Verletzung der Zentralregion nachzuweisen, und zwar fand sich — übereinstimmend mit den Reizungsergebnissen — die Beinregion medial von der Armregion gelegen.

Beim Hunde ergibt sich ein sehr charakteristisches Verhalten bezüglich der von der Haut her auslösbaren Reflexe (H. Munk). Werden nämlich dem operierten Tiere Klemmen an die Haut gelegt, so erfolgt kein Zubeißen und Loszerren der Klemmen mehr, sondern nur Schütteln, Aufschlagen, unruhiges Umherlaufen. Nach vollständiger Exstirpation fehlen dauernd und absolut die ganz lokalen Reflexbewegungen auf leises Berühren des Fußes (blitzartiges Zucken, schwache Beugung der Zehen, dann des Fußes, schließlich der oberen Glieder der Extremität). Im Gegensatze zu diesen „corticalen Berührungsreflexen“ sind die „spinalen Gemeinreflexe“, welche durch längere Dauer, größere Kraft, durch Fortschreiten in distaler Richtung von den erstgenannten unterschieden sind, nur anfangs herabgesetzt, bleiben aber erhalten.

Hingegen kehrt die Schmerzempfindlichkeit nie mehr zur Norm zurück, die damit verknüpften groben Lokalzeichen gehen in der Regel dauernd verloren. Aus dem Verhalten nach eng umschriebenen Läsionen, bei welchen mitunter überhaupt keine Empfindungsstörung nachweisbar ist, schließt Munk auf Ausfall der Berührungs- und Druckvorstellungen; bei vollständiger Exstirpation büße das Tier zudem dauernd die mit Lokalzeichen verknüpften Berührungs- und Druckempfindungen ein und verfüge nur mehr über die der Lokalzeichen entbehrende Gemeinempfindlichkeit, welche zu Anfang stark herabgesetzt sei, mit der Zeit aber wieder zunehme. (Dieselbe ist beim Affen überhaupt geringer entwickelt als beim Hunde.) Dem Fehlen jener Sinnesqualitäten entspricht das Fehlen der Rindenreflexbewegungen, dem Fortbestehen der Gemeinempfindlichkeit das Fortbestehen der Gemeinreflexbewegungen (vgl. Anm. 2 auf S. 65).

Neben dem Tastsinne und der Schmerzempfindlichkeit fand Luciani mit Tamburini (1879) und Seppilli (1886) auch den Temperatursinn nach Exstirpation des *Gyr. sigmoides* beim Hunde gestört, und zwar nach ausgedehnten Verletzungen dauernd. Der Befund einer Sensibilitätsstörung nach Verletzung der Zentralregion wurde von den Genannten sowie von H. Munk auch am Affen erhoben und von Mott sowie Bechterew (1897) bestätigt. Andererseits erhielt Sherrington bei anthropoiden Affen nach reiner Läsion der freien Konvexität der hinteren Zentralwindung keine Motilitätsstörungen, auch keine absteigende Degeneration.

Die Beeinträchtigung der Schmerzempfindlichkeit vermochte Bianchi (1883, 1885) am Hunde noch nach Monaten zu demonstrieren, während Herzen und Löwenthal bezüglich der Kältereaktion bloß vorübergendes Fehlen feststellen konnten.

Im Gegensatze zu den vorstehenden Resultaten hatte Ferrier nach Verletzung der Zentralregion am Hunde und am Affen (analog anfänglich Bechterew [1884] an der Katze) ausschließlich „motorische“ Störungen angegeben. Er erhielt hingegen bereits 1875, ebenso später mit Yeo, am Affen vollständige kontralaterale Anästhesie nach Zerstörung des *Gyr. hippocampi* und der angrenzenden Temporalregion und bezeichnete daraufhin den ersteren als Zentrum für die taktile und muskuläre Sensibilität. Dieser Schluß wurde jedoch von Schäfer und Horsley, von Luciani (1884) und Fasola, sowie von Ossipow und Schipow widerlegt, denen es in einer Anzahl von Experimenten gelang, den *Gyr. hippocampi* ohne Sensibilitätsstörung zu zerstören; in den positiven Fällen, wie in jenen von Ferrier und Yeo war augenscheinlich der Thalamus oder die innere Kapsel bzw. der Hirnschenkel mitverletzt worden.

Schäfer und Horsley haben andererseits für den Affen den Nachweis erbracht, daß das Rindenfeld der Hautsensibilität sich nicht auf die Konvexität der Zentralregion beschränkt. Auch nach deren vollständiger Exstirpation kann die Berührungsreaktion erhalten bleiben (Analoges schon von Ferrier beobachtet). Für die Vermutung, daß sich jenes Rindenfeld auf eine relativ große Fläche erstreckt und auf die mediale Fläche reicht (*Lob. paracentralis*, Mittelstück des *Gyr. fornicatus*, hinteren Teil der ersten Stirnwindung), sprachen Schäfers Befunde von Sensibilitätsstörungen nach Exstirpation des *Gyr. fornicatus*. Allerdings gelang in späteren Versuchen

Schäfers (Unterschneidung) und Schipows (Exstirpation) dieselbe Läsion ohne Ausfallserscheinungen. Auch Lo Monaco erhielt dabei an Hunden nur vorübergehende Störungen der Motilität und Sensibilität, erheblichere hingegen bei Entfernung jener Partie der medialen Randwindung, in welche sich der *Gyr. sigmoides post.* fortsetzt.

Ferrier, ebenso Schäfer erklärten den *Gyr. sigmoides* bzw. die Zentralregion als rein motorisch, während Schiff sie als rein sensibel ansah. Nach dem Obigem ist jedoch ihr gemischter, senso-motorischer Charakter (allgemein gesprochen — genau bloß für die Rinde der Zentralfurche gültig, bei Mensch [Flechsig] und Affe), den zuerst Hitzig mit Rücksicht auf die Sensibilität und Motilität des Bewegungsapparates erkannte, als wohlbegründet zu betrachten.

Motilität (isolierte oder intendierte Bewegungen — Intentionslähmung — Rindentonus).

Neben den geschilderten Störungen der Sensibilität ist nach Verletzung der Extremitätenzone auch eine direkte Beeinträchtigung der Motilität unverkennbar [1]). Indirekt erscheint dieselbe ja bereits durch den Ausfall, den die Sensibilität des Bewegungsapparates erleidet, durch die Ataxie, tiefgreifend beeinträchtigt; schon dadurch befindet sich das betroffene Glied in einem abnormen Innervationszustande und entbehrt einer der Ursachen, welche zu willkürlichen Bewegungen Anlaß geben (vgl. Hitzig, G. A. **1**, 61; **2**, 616).

Mit der Ausschaltung des *Gyr. sigmoides* fallen aber die isolierten oder intendierten Bewegungen der betreffenden Extremität überhaupt aus — jene Bewegungen, „welche einem besonderen, auf sie gerichteten Willensakt ihre Entstehung verdanken“ (Schiff). Es besteht keine Lähmung im Sinne absoluter Bewegungslosigkeit [2]); vielmehr wird das geschädigte Glied nach wie vor in Verbindung mit den anderen zu sog. Gemeinschafts- oder Prinzipalbewegungen (speziell durch H. Munk [Berl. Sitzungsber. 1893, S. 759] von den isolierten Bewegungen geschieden — mouvements d'ensemble nach

[1]) Als unregelmäßiger Nebenbefund unmittelbar nach der Operation wurden von Nothnagel (Virch. Arch. **57** [1873]), Hitzig, Goltz (1876), Eulenburg und Landois (Zentralbl. f. med. Wiss. 1876, S. 260), Bechterew (Läsion hinter dem *Gyr. sigmoides*, Russ. klin. Wochenschr. 1881, Nr. 34, Virchows Arch. **101**, 473 1885) an Hunden und Kaninchen Reitbahnbewegungen oder Voltelaufen nach der Läsionsseite hin beobachtet. Ähnliches beschrieb bereits Magendie. Auch einseitig in der erregbaren Zone verletzte Meerschweinchen zeigen mitunter bogenförmige Krümmung des Körpers und Manègebewegung (Hitzig, G. A. **1**, 147 bis 151, 1873). Nach A. v. Koranyi u. J. Loeb (Pflügers Arch. **47**, 423, 1891) bevorzugen einseitig verletzte Kaninchen bei ihren spontanen Bewegungen Drehungen nach der Gegenseite. — [2]) Eigentliche oder vollständige Lähmungen erzielte zuerst Nothnagel (Virchows Arch. 1873, 1877) durch Injektion von Chromsäuretropfen ins Gehirn bei Hunden und Kaninchen. Über ähnliche Erfolge nach Injektion von Eiterungserregern ins Hundehirn berichten Malinowsky (Zurückgehen nach Entleerung des Abszesses, Zentralbl. f. med. Wiss. 1891, S. 161) sowie Schrader und Kümmel (Arch. f. exp. Path. **29**, 55, 1891). Auch Bickel konnte auf diesem Wege, wie durch Injektion von Terpentinöl, bei Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen, nicht aber bei Tauben und Fröschen eigentliche Lähmungen erzeugen (Pflügers Arch. **72**, 190, 1898). In diesen Fällen von gleichzeitiger Aufhebung der Intentions- wie der Gemeinschaftsbewegungen handelt es sich augenscheinlich um Mitbeteiligung der subcorticalen Ganglien (nach Nothnagel hauptsächlich des Linsenkerns).

Flourens, 1822), wie Laufen, Springen, Klettern, Aufrechtstehen gebraucht. Es fehlen nach H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1896, S. 1131) dauernd die Sonderbewegungen, sowie die durch Sinneseindrücke veranlaßten Rindenreflexbewegungen[1]); hingegen sind die Gemeinschaftsbewegungen sowie die Gemeinreflexe erhalten, entbehren jedoch der feinen Regulierung auf dem Wege des Rindenreflexes[2]), weshalb sie anfangs nur ungeschickt erfolgen. (Über den scheinbaren Ersatz der Sonderbewegungen durch entsprechende „sekundäre“ Bewegungen s. unten.) Der Zustand läßt sich als „Intentionslähmung“ oder Verlust der Sonderbewegungen bezeichnen[3]) (vgl. Hitzig, G. A. **2**, 15 bis 17).

Bereits Hitzig (bestätigt von H. Munk, G. M. **3**, 35; Dupuy, 1887) kam in seinen grundlegenden Versuchen zu dem Resultate, daß die Verwendung des Beines zur Lokomotion, überhaupt zu den groben maschinenmäßigen Verrichtungen — im Gegensatze zur feineren Anordnung und Kontrolle der Bewegungen — nicht beeinträchtigt erscheint. Das geschädigte Bein wird zwar beim Laufen etwas schwächer angezogen, aber selbst bei Ausschaltung eines der gesunden Beine kann der Hund noch auf drei Beinen laufen (Ausschaltung bei Hitzig u. Fritsch durch eine vorher bestehende Kontraktur, bei Goltz durch Befestigung der gesunden Vorderpfote am Halsband).

Die erste positive Beobachtung einer experimentell erzeugten Intentionslähmung stammt von Goltz (1876) und betrifft den Verlust des erworbenen Vermögens, die Pfote zu reichen und überhaupt als Hand zu benutzen — auf der Gegenseite der Läsion. (Bereits Goltz betonte die Unerklärbarkeit dieser Störung aus einer Empfindungsanomalië.) Das Tier vermag mit der geschädigten Pfote nicht mehr Fleisch oder Knochen heranzuholen und festzuhalten oder sich damit zu kratzen (H. Munk, G. M. **3**, 35, 1878). Nach Läsion der beiden Vorderbeinareale bestehen die genannten Störungen beiderseits. Bei Behinderung der Lokomotion, z. B. in der Schwebe, ist das Tier

---

[1]) Vgl. auch den Rindenreflex der Pupille nach Haab (Arch. f. Augenheilk. **46**, 1, 1904), sowie die Theorie von K. Pándi (Pflügers Arch. **61**, 465, 1896), nach welcher im normalen Organismus alle Reflexe ihren Weg durch die Hirnrinde nehmen und die subcorticalen Reflexbahnen bloß vikariierend nach einer Läsion eintreten. — [2]) Nach der Vorstellung von H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1893, S. 759; 1895, S. 595; 1896, S. 1131; 1904, S. 1038) werden die Prinzipalbewegungen, welche speziell die proximalen Glieder jeder Extremität beherrschen, zunächst von den sog. Prinzipalzentren zwischen Rinde und Rückenmark ausgeführt. Die Rinde, die Extremitätenregion insbesondere, aber nicht ausschließlich, gebe nur mittelbar den Anlaß zu jenen Bewegungen und vervollkommne sie durch gesonderte Zusatzbewegungen der distalen Glieder jeder Extremität. Den Rindenzentren (für Sonderbewegungen und Rindenreflexbewegungen) unterstehen die subcorticalen oder Prinzipalzentren (für Gemeinschafts-, bzw. Prinzipalbewegungen), diesen die medullaren und spinalen Reflex- oder Markzentren (für geordnete Reflexbewegungen), und diesen endlich die Einzelmuskelzentren im Rückenmark. Die „sekundären“ bzw. Mitbewegungen kommen durch Ausbreitung der Erregung von anderen Markzentren aus zustande. Sensibilitätsverlust infolge von Durchtrennung der hinteren Spinalwurzeln beeinträchtigt zunächst die Markzentren, erst weiterhin die höheren Zentren. Es sind nämlich die Gemeinschaftsbewegungen fast aufgehoben, die isolierten Bewegungen hingegen nur anfangs beeinträchtigt (entgegen Mott und Sherrington). — [3]) Carville und Duret (Arch. de phys. 1873, p. 352) hatten bereits die Erscheinungen von Ataxie als „paralysie de la motricité volontaire corticale“ bezeichnet.

zu jeder spontanen Bewegung der geschädigten Extremität unfähig (Bianchi, 1883, 1885). Dieselbe wird bei Bedrohung, Berührung oder Stechen an den Sohlen nicht mehr isoliert zurückgezogen, vielmehr beginnt der Hund mit allen vier Beinen gemeinschaftlich Schwimm- und Fluchtbewegungen zu machen. Daß dieses Verhalten nicht durch eine Störung der Hautsensibilität bedingt ist, beweist das Winseln, Bellen oder Zubeißen des Hundes beim Zustechen (Hitzig 1886, G. A. **1**, 243).

Die Muskeln der lädierten Seite erweisen sich bei passiven Bewegungen als viel schlaffer wie die der anderen Körperhälfte: es besteht Wegfall des normalen cerebralen oder Rindentonus (Hitzig, G. A. **2**, 1 bis 22, 77, 86, 93 — cerebrale Dystonie nach Lewandowsky[1]). In der Schwebe läßt das Tier bei Ruhe die Pfote in der Regel schlaff herabhängen. Hingegen treten auf gewisse Reize charakteristische Mitbewegungen ein. Ist z. B. die Vorderbeinarea linkerseits verletzt, also die rechte Vorderpfote geschädigt, so wird dieselbe, sobald man Pumpbewegungen an der rechten Hinterpfote ausführt, gebeugt wie zum Pfotengeben — hingegen bei Anregung des Tieres zu Bewegungen durch Vorhalten eines Fleischstückes maximal gestreckt (Hitzig, G. A. **2**, 84 — vgl. die Angabe dauernder aktiver Extension bei Bianchi, 1885).

Diese Erscheinungen von Minderung oder Ausfall eines normalen Rindentonus hatte Hitzig früher (1874, G. A. **1**, 90, 98 bis 110) als „Defekt der Willensenergie" bezeichnet und von der Störung des Muskelbewußtseins unterschieden, da zwar der Widerstand gegen passive Dislokation der Extremität vermindert ist, die Pfote jedoch beim Freilassen alsbald wieder in die frühere Stellung zurückgebracht wird und niemals von selbst in eine abnorme Lage gerät. Dieses Symptom besteht allein, eventuell neben vorübergehender Störung des Muskelbewußtseins, bei ganz kleinen Verletzungen in der Extremitätenregion; es tritt ferner häufig, aber keineswegs ausnahmslos ein bei ausgedehnten und tiefgreifenden Verletzungen der Umgebung, z. B. des medialen Teiles des *Gyr. sigmoides ant.* oder des Stirnhirns, aber auch des Parietooccipitalhirns, z. B. der sogenannten Augenregion nach H. Munk. (Die nach vorausgeschickter Exstirpation des *Gyr. sigmoides* aufgetretenen, dann aber verschwundenen Störungen kehren wieder, wenn nun ein relativ kleiner Eingriff in die Scheitelregion nachfolgt.) Immerhin erweisen sich jene Effekte in den letzteren Fällen als bloße Komplikationen, seien sie dadurch bedingt, daß die Extremitätenregion von gewissen erregungzuführenden bzw. tonusbedingenden Verbindungen abgeschnitten wird, oder daß eine direkte Fernwirkung, z. B. Zirkulationsstörung, gesetzt wird (vgl. Hitzig, G. A. **2**, 1 bis 22).

Die eben beschriebenen Störungen sind um so mehr augenfällig und für den Organismus bedeutsam, je mehr mit dem Aufsteigen in der Tierreihe[2]) das Vermögen isolierter, intendierter Bewegung der Extremitäten und die fein abstufende Kontrolle der Gemeinschaftsbewegungen entwickelt ist. Dies lehren die Versuche an Affen, noch mehr die klinischen Erfahrungen am Menschen.

Der Affe vermag nach Läsion des Rindenfeldes für den einen Arm diesen nicht mehr isoliert zu verwenden zum Ergreifen einer Frucht, zum Fassen nach einem vorgezeigten Stabe, zum Darreichen der Hand zum Gruße

---

[1]) Lewandowsky betrachtet diesen Zustand als abhängig von den Störungen des Muskelsinnes, als einen Teil der Ataxie. Analoge Störungen treten nach Kleinhirnläsionen auf: cerebellare Dystonie (siehe unten). — [2]) Von den niederen Wirbeltieren zeigen speziell Vögel, beispielsweise Papageien (Kalischer, Berl. Sitzungsber. 1900, S. 722), deutlichen Ausfall der Sonderbewegungen der Beine, sowie Sensibilitätsstörungen, wenn die durch Reizung bestimmten Rindenpartien abgetragen werden.

oder zum Kratzen und Absuchen seines Felles; hingegen ist er imstande, diese Extremität im Verein mit den übrigen zum Laufen und Klettern zu gebrauchen (Schiff, H. Munk, G. M. 1878, 3, 4 und Berl. Sitzungsber. 1896, S. 1131). — Wird die corticale Innervation beider Arme aufgehoben, so naht sich der Affe gleich einem Hunde dem Futter mit der Schnauze, er vermag nicht mehr zuzufassen (Hadden u. Ballance, Biedl). Infolge des Reichtums an Intentionsbewegungen gegenüber den beim Hunde überwiegenden Gemeinschaftsbewegungen erscheint der Zustand des Affen, noch mehr jener des hemiplegischen Menschen, viel eher als „Lähmung" oder Bewegungslosigkeit wie das Verhalten des Hundes. Auch die Störungen der Sensibilität des Bewegungsapparates — des Muskelbewußtseins oder Muskelsinnes —, bzw. die Ataxie sind beim Affen besonders ausgesprochen (H. Munk, G. M. 4, 53, 1878).

Als Vorderbeinarea des Affen betrachtet H. Munk (4, vgl. Fig. 12) das mittlere Drittel der vorderen und der hinteren Zentralwindung, vorn bis an die Mantelkante emporreichend, als Hinterbeinarea das obere Drittel beider *Gyri centrales* und den Randwulst bis an die *Fiss. parietooccipitalis* sowie einen Teil der medialen Oberfläche bis zum *Gyr. fornicatus.*

Postoperative Kontrakturen, analog jenen nach Hemiplegie beim Menschen, sind nur in einzelnen Fällen beim Affen, niemals bei Hund, Katze oder Kaninchen zu beobachten. Es gibt Rindenreizkontrakturen, bedingt durch Wundeiterung, und Defektkontrakturen. Die letzteren treten frühestens drei Wochen nach der Operation ein, und zwar nur bei Affen, die an Prinzipalbewegungen behindert wurden. Die allgemein die Beuger betreffende Kontraktur ist begleitet von Atrophie (bzw. Abnahme des Faserkalibers nach Stier u. Ziehen) der Antagonisten, also im allgemeinen der Strecker. (H. Munk, Berl. Sitzungsber. 1894, S. 823; Arch. f. Physiol. 1895, S. 505.)

In den oben geschilderten Erscheinungen, welche heute allgemein nach Hitzig als Ausfallseffekte aufgefaßt werden, hatte Goltz anfangs (1876) Folgen einer Hemmung gesehen, welche sich von der Hirnwunde aus nach den tieferen Bewegungszentren, speziell im Kleinhirn, fortpflanze und diese für kürzere oder längere Zeit lähme. Andererseits wurden die sensomotorischen Störungen,' die wir heute speziell auf die Extremitätenregion beziehen, ebenso die später zu behandelnden Sehstörungen, von Goltz zunächst als diffuse Effekte gedeutet, da sie ohne gesetzmäßige Abhängigkeit vom Orte der relativ erheblichen Hirnverletzungen aufträten. Dieser Auffassung standen bereits entgegen die Beobachtungen Hitzigs (G. A. 1, 73, 1874; 214, 1876) über die ganz ungleichen Wirkungen, welche eng umschriebene Verletzungen an verschiedenen Rindenstellen nach sich ziehen. Auch Munk faßte bereits 1877 (G. M. 1) die Ergebnisse seiner Versuche am Hunde und Pferde dahin zusammen, daß Exstirpationen vor einer bestimmten Linie (vom Endpunkte der *Fiss. sylvii* vertikal gegen die *Falx* gezogen) immer die charakteristischen Bewegungsstörungen herbeiführen, während Verletzungen dahinter nie solche Folgen haben, wohl aber Defekte auf dem Gebiete des Gesichts- und Gehörsinnes ergeben. (Bezüglich H. Munks zahlreicher anderweitiger Gegengründe gegen Goltz [speziell G. M. 14, 239 bis 274] siehe das spätere Detail.) — Später überzeugten sich auch Goltz (Pflügers Arch. 20 (3), 1, 1879; 26 (4), 1, 1881; 34 (5), 450, 1884; 42 (6), 419, 1888) und J. Loeb (ebenda 39, 265, 1886), daß Hunde nach vorn gesetzten Läsionen Störungen im Tasten und in der Geschicklichkeit der Bewegungen — daneben Reizbarkeit und Abmagerung — aufweisen, hinten operierte hingegen bei guter Beweglichkeit hochgradige Schwächungen der Sinneswahrnehmungen — daneben Apathie und Fettansatz.

Sehstörung bei Läsion des *Gyrus sigmoides.*

Die Verletzung des *Gyr. sigmoides*, zumal seines lateralen Bogens, bietet in der Regel als sehr interessanten Nebenbefund eine in kürzerer oder längerer Zeit vorübergehende Sehstörung und Beeinträchtigung der optischen Reflexe

dar, deren Ausmaß jedoch in keinem fixen Verhältnis zum Umfange der Läsion und zum Grade der Innervationsstörungen an den Extremitäten steht.

Nachdem bereits Hitzig (Arch. f. Psychiat. **15**, 271) bei ausgedehnter Verletzung beider Stirnlappen mit Einschluß des *Gyr. sigmoides* am Hunde neben den charakteristischen sensomotorischen Störungen auch Beeinträchtigung der Reaktion auf optische Reize bemerkt hatte, fanden Exner u. Paneth (1886) bei der Mehrzahl der am *Gyr. sigmoides* operierten Hunde, nicht aber bei den am *Gyr. coronalis* verletzten Tieren, Sehstörungen von vier bis fünf Wochen Dauer. Die späteren eingehenden Versuche von Hitzig (G. A. **2**, 97, 162 bis 276; Arch. f. Psychiat. **35**) führten zu dem Schluß, daß Läsionen des *Gyr. sigmoides*, zumal seines lateralen Bogens, im Gegensatze zu Verletzungen der benachbarten vorderen Partien der zweiten, dritten und vierten Urwindung (bezüglich der mittleren und hinteren Anteile siehe später) in der Regel die optischen Reflexe und das Sehvermögen vorübergehend beeinträchtigen. Analog wirken Eingriffe hinter dem *Gyr. sigmoides*, in der sogenannten Augenregion Munks (Kalberlah).

Schon Abtragen der Dura und Bloßlegen der Pia über dem *Gyr. sigmoides* führt, neben Störung der Extremitätenbewegung, für mehrere Tage oder Wochen ausnahmslos Ausfall oder Minderung des Lidreflexes herbei, und zwar auf Annäherung der Schmalseite der Hand oder Vorbeibewegen der flachen Hand; fast immer treten ferner Störungen des Sehvermögens ein, welche durch 2 bis 22 Tage anhalten. Letztere haben stets einen hemianopischen Charakter, d. h. sie betreffen auf dem Auge der Gegenseite den größeren lateralen Teil des Gesichtsfeldes, auf dem gleichseitigen Auge den schmäleren nasalen. Die beiden Alterationen gehen keineswegs notwendig einander parallel, oft entwickeln sie sich erst einige Tage nach der Operation und klingen allmählich ab. — Analoge vorübergehende Sehstörungen sind von der Markstrahlung des *Gyr. sigmoides*, nicht bloß von dessen Rinde aus zu erhalten, hingegen fehlen sie nach Rinden- oder Markverletzung der Umgebung. — Die Befunde von Exner u. Paneth, sowie von Hitzig wurden durch Vitzou, Schäfer (1901), Lo Monaco (Verletzung des medialen Abhangs), Imamura bestätigt, während sie H. Munk[1]) bestritt. In diese Kategorie von Erscheinungen gehören wohl auch die temporären Sehstörungen, welche Bianchi (1895) an Hunden und Affen nach Exstirpation beider Stirnlappen feststellte.

Eine erschöpfende Erklärung der oben geschilderten Phänomene ist heute noch nicht zu geben; neben einer Reiz- bzw. Hemmungswirkung der Läsion (Hitzig, G. A. **2**, 276) ist an Ferneffekte auf die Zirkulation in der Sehstrahlung und in den optischen Ganglien zu denken. Hitzig ist nicht geneigt, die Störung der optischen Reflexe ausschließlich durch Nachbarwirkungen auf das Orbiculariszentrum zu erklären (G. A. **2**, 273). — Die Schädigung des Sehvermögens bleibt aus, wenn der Exstirpation des *Gyr. sigmoides* eine Läsion des Occipitalhirns vorausgegangen und die konsekutive Sehstörung abgeklungen ist; dieselbe Bedeutung besitzt umgekehrt eine primäre Verletzung des *Gyr. sigmoides* für eine sekundäre Läsion des Occipitalhirns (Hitzig, G. A. **2**, 590, bestätigt von Imamura).

---

[1]) Arch. f. Physiol. 1902, S. 545; vgl. Hitzig, Arch. f. Psychiat. **36**, 605, 1902.

Anhangsweise sei bemerkt, daß Läsion des frontalen oculomotorischen Zentrums im *Gyr. sigm. ant.* des Hundes keine Störung in der Beweglichkeit der Augen bedingt (Imamura).

Anderweitige Folgen von Läsion der sog. erregbaren Region, speziell des *Gyr. sigmoides*.

Nach Verletzungen in der Gegend der Extremitätenregion wurden ferner mannigfache Störungen der Zirkulation, sowie der Regulierung der Körpertemperatur beobachtet. Nachdem zuerst Tscheschichin allgemein bei Hirnverletzungen Temperatursteigerung erhalten hatte, konstatierten Eulenburg und Landois, ebenso Hitzig[1]) mitunter langdauernde Temperatursteigerung bzw. Gefäßerweiterung auf der Gegenseite der Läsion; Raudnitz widersprach dieser Angabe, Vulpian und Kuessner beschrieben hingegen Abkühlung beider Vorderpfoten nach einseitiger Verletzung. Während Richet (1884) an Kaninchen bei Zerstörung des Vorderhirns, Ott an Hunden bei Verletzung des *Gyr. ectosylvius med.* Temperatursteigerung bis 43° für 24 h beobachtete, erhielt Guyon eine solche nur bei Mitverletzung subcorticaler Hirnteile; isolierte Verletzung von Rinde und Mark bedinge sogar eine vorübergehende Senkung[2]). — Sympathicuslähmung nach Läsion des Vorderhirns wurde von Brown-Séquard (1875) beschrieben. Schiff (1874), Nothnagel (1874), Albertoni fanden Blutungen in Magen, Darm, Lungen, Hüftgelenk der Gegenseite nach Eingriffen am *Gyr. sigmoides*, aber auch nach solchen an den Hirnschenkeln oder am verlängerten Mark; die Unregelmäßigkeit dieser Befunde und ihr Vorkommen nach Verletzung sehr verschiedener Hirnteile wurde speziell von Heitler betont.

2. Bezüglich der Augenfacialisregion und der Augenregion nach H. Munk (inkl. des zentralen oculomotorischen Zentrums).

Verletzungen der Gegend des oberen oder orbicularen Facialisfocus (obere Hälfte des *Gyr. coronalis*) führt häufig zu einer Erweiterung der kontralateralen Lidspalte; dieser Lagophthalmus weist auf Fehlen eines cerebralen Orbicularistonus hin (gelegentlich beobachtet von Luciani, Tamburini und Seppilli; von Eckhard, sowie R. du Bois-Reymond und Silex als unsicher und inkonstant bezeichnet; Hitzig, G. A. 2, 243 u. 266; Kalberlah, welcher direkt Hypotonie des Schließmuskels konstatierte). So gut wie regelmäßig tritt ferner eine Störung der optischen Reflexe ein, speziell für Annäherung oder Vorbeibewegen der Hand (Luciani, Tamburini und Seppilli, Bianchi, Tonnini, R. du Bois-Reymond und Silex, Hitzig, Kalberlah[3]). Doch ist aus diesem Verhalten nicht notwendig auf eine

---

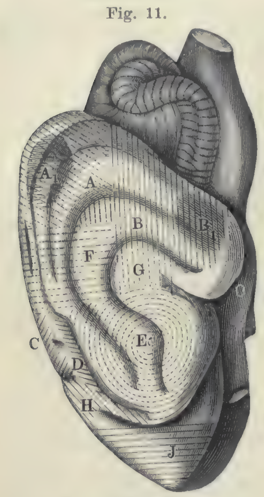
[1]) Zentralbl. f. med. Wiss. 1876, S. 323. — [2]) Vgl. auch Riegel, Pflügers Arch. **5**, 629, 1872; Wood, Fever, Washington 1880; H. White, Journ of Physiol. **11**, 1, 1890. — [3]) Nach Boensel (D.-J., Gießen 1897) sollen Hunde nur bis zum 23. oder 30. Lebenstage deutliche Lidreaktion auf grelles Licht zeigen, später nicht mehr. [Das ungleiche Benehmen der einzelnen Hunde gegenüber verschiedenen optischen Reizen haben bereits Luciani u. Seppilli (1886, S. 28) betont.] Boensel bezieht jenes Verhalten auf eine hauptsächlich von den Occipitallappen ausgehende Hemmung, da nach deren Exstirpation zunächst prompte Reaktion eintritt. Durchschneidung

Schädigung des Sehvermögens zu schließen, wie die Beobachtungen Hitzigs gegenüber der Schlußfolgerung der italienischen Autoren dartun. Allerdings können nebenbei auch vorübergehende Sehstörungen hemianopischen Charakters, ähnlich wie nach Verletzungen des *Gyr. sigmoides*, selbst nach möglichst isolierter Verletzung des Orbiculariszentrums eintreten (Kalberlah).

Bezüglich der Berührungsreflexe lauten die Ergebnisse von Exner und Paneth[1]) auf Schädigung der Sensibilität in der oberen Gesichtshälfte der Gegenseite. Es erfolge Ausfall oder starke Minderung des Nasen-Lidreflexes, d. h. des Zuckens der Augenlider und Mundwinkel der einen Seite bei Bestreichen des Nasenflügels — ein Reflex, den übrigens blinde Hunde ebensogut zeigen wie sehende. Hingegen fanden Eckhard, ebenso R. du Bois-Reymond und Silex nach einseitiger Verletzung des Orbiculariszentrums in der Reaktion von Conjunctiva, Lid und Wange keinen Unterschied beider Seiten. Auch Hitzig, ebenso Kalberlah konstatierten solche Störungen nur gelegentlich. — Dieser Widerspruch ist nach Hitzigs späteren Versuchen (G. A. 2, 274) dadurch zu erklären, daß der Nasen-Lidreflex nicht so sehr an das Orbiculariszentrum, als hauptsächlich an die mehr basale Partie des *Gyr. coronalis* (Hitzigs Zentrum für den Rest des Facialis) geknüpft ist. Eine Änderung in den spontanen Bewegungen der Lider, sowie in der Stellung und Bewegung der Augen nach einseitiger Verletzung des einseitig wirksamen zentralen oculomotorischen Zentrums Hitzigs wurde nicht beobachtet (speziell Eckhard).

Großhirnrinde des Hundes nach H. Munk.

Fig. 11.



A Sehsphäre.
B Hörsphäre.
C bis *J* Fühlsphäre.
C Hinterbeinregion.
D Vorderbeinregion.
E Kopfregion.
F Augenregion.
G Ohrregion.
H Nackenregion.
J Rumpfregion.

(Der Zwickel im *Gyr. ectosylv.* ist aus der Sehsphäre ausgeschieden und schematisch der Hörsphäre zugezählt.)

Nach dem Angeführten ist im *Gyr. coronalis* des Hundes die Motilität und Sensibilität der oberen Partie des Gesichtes vertreten. — Nur bei Mitverletzung des benachbarten *Gyr. sigmoides* oder seiner Markstrahlung[2]) sind Störungen an den Extremitäten zu beobachten (Hitzig, G. A. 2, 274 gegenüber Bianchi, 1883).

---

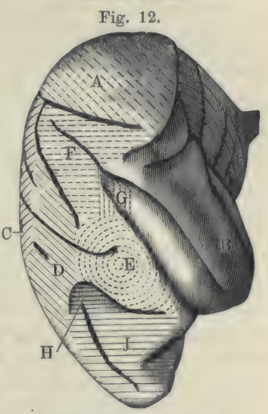
der *N. optici* hat auf die Häufigkeit des spontanen Lidschlages keinen merkbaren Einfluß, wohl aber Durchschneidung der *N. trigemini*, nach welcher das Blinzeln außerordentlich selten mehr erfolgt (vgl. Hitzigs Bemerkungen G. A. 2, 99—102).

[1]) Pflügers Arch. 44, 547, 1889; vgl. Hitzig, G. A. 2, 98, 244, 266. — [2]) Eine solche ist schon dadurch sehr naheliegend, daß Fasern vom Linsenkern und vom Luysschen Körper in die Coronarwindung hineinbiegen, ehe sie den *Gyr. sigmoides* erreichen (Döllken, Neur. Zentralbl. 1899, Nr. 2).

Zu einer abweichenden Lokalisation für die Motilität und Sensibilität der Orbicularregion ist H. Munk (G. M. 4, 50—52, 1878) gelangt, ohne jedoch meines Erachtens die angeführten Resultate widerlegen zu können. Nach Exstirpation seiner „Augenregion“ [1]), die er von der „Kopfregion“ sondert, beobachtete er bei Hunden und Affen neben gelegentlicher, vorübergehender Lidlähmung mit Tränenfluß, Fehlen des Lidreflexes auf Annäherung der Hand, jedoch Eintreten desselben auf Berührung der Lider oder der Wimpern, während die sonst miterfolgenden mimischen und Abwehrbewegungen des Kopfes und der Vorderpfote, ebenso das Aufreißen der Augen im Affekt fehlen. Nicht bei allen Hunden und nur bei manchen Affen ist nach H. Munk eine Herabsetzung der Berührungsempfindlichkeit des kontralateralen Auges nachweisbar (Berl. Sitzungsber. 1899, S. 936). — Zudem sei die Wendung der Augen nach der Gegenseite beim Verfolgen eines bewegten Objekts eingeschränkt; bei Abschluß des Auges der operierten Seite verfehlte das Tier vorgeworfene Stücke häufig. Affen fassen nach beiderseitiger Exstirpation nicht mehr mit den Fingerspitzen zu, sondern mit der ganzen Flachhand; manche greifen fehl, was H. Munk (1899) auf Schädigung des Fixationsvermögens und der Tiefenwahrnehmung bezieht.

Großhirnrinde des Affen nach H. Munk.

Fig. 12.



Bezeichnungen wie in Fig. 11.

Entgegen Munks Angaben vermißten Schäfer, Horsley und S. Brown eine Störung der Motilität und Sensibilität der Augen beim Affen nach Exstirpation des *Gyr. angularis* (s. auch Abschnitt B. 1. Sehsphäre). — Am Hunde kam Kalberlah bei einer eingehenden Nachprüfung zu dem Resultat, daß nur Verletzungen im lateralen Anteile der sog. Augenregion bzw. in der Gegend des Hitzigschen Orbiculariszentrums Störungen an den Lidern und zwar solche des Orbicularistonus bedingen; nur gelegentlich fand sich der Nasen-Lidreflex, nicht aber der Conjunctival- und Cornealreflex beeinträchtigt. Hingegen tritt, wie Kalberlah und Imamura fanden, nach Verletzung der sog. Augenregion regelmäßig, aber nicht ausnahmslos (so speziell bei sekundären Operationen auf der anderen Seite), eine vorübergehende hemianopische Sehstörung und Schädigung der optischen Reflexe ein. Dieser Läsionseffekt in der sog. Augenregion unterscheidet sich in keiner Weise

---

[1]) Zur Augenregion oder Fühlsphäre des Auges rechnet H. Munk beim Hunde (vgl. Fig. 11) den *Gyr. ectosylv. med.*, die darüberliegende Partie des *Gyr. suprasylvius*, *suprasplenialis* und *entolateralis*, sowie den entsprechenden Teil der Medialfläche bis zum *Gyr. fornicatus;* der *Gyr. coronalis* bzw. das Orbiculariszentrum Hitzigs gehört nach ihm im wesentlichen zur Kopfregion. (Vgl. auch Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin, Arch. f. Physiol. 1902, S. 545.) Beim Affen umfaßt die sog. Augenregion fast den ganzen vorderen und den hinteren Schenkel des *Gyr. angularis* (vgl. Figur 12).

von den Wirkungen, welche ein umschriebener Eingriff in der Parietooccipitalregion, in der „Sehsphäre“ nach Munk, nach sich zieht (vgl. unten).

Es sei hier auch daran erinnert, daß Luciani (Brain 7, 145, 1884), welcher alle Sinnessphären ausgedehnter annimmt wie H. Munk, dessen Augenregion (F) als Stelle des Übereinandergreifens aller Sinnessphären, gewissermaßen als ein „Zentrum der Zentren“ bezeichnet. H. Munk (1899) hingegen betont nachdrücklich, daß die Sinnessphären, in welche er die ganze Hirnoberfläche aufteilt, sich nicht überdecken, sondern mit scharfen Rändern aneinandergrenzen; speziell gelte dies von der zwischen Extremitätenregion und Sehsphäre eingeschobenen Augenregion. — Andererseits schließen Heger und Demoor aus dem „äußerst unbeholfenen Verhalten“ von Hunden nach Läsion in der Parietalzone auf das Bestehen eines parietalen Assoziationszentrums oder Binnenfeldes (vgl. unten).

3. Bezüglich der Mundfacialis- und Kieferregion, sowie der Kopfregion nach H. Munk.

Läsion jener Rindenpartie, in welcher die Reizstellen für den Mundfacialis, sowie für die Zunge und die Kiefermuskulatur liegen, haben Störungen der bezüglichen Bewegungen, speziell Ataxie und Verlust der Sonderbewegungen zur Folge; vermutlich leidet auch die Sensibilität in der zugehörigen Hautpartie. Allerdings betreffen die Versuche, welche diese Schlußfolgerung stützen, die Rinde zumeist in relativ großer Ausdehnung; andererseits bleiben umschriebene einseitige Verletzungen, z. B. jene des Kehlkopfzentrums (Krause), ohne merklichen Einfluß auf die Muskulatur des Mundes und der Kiefer (vgl. auch Trapeznikoff und Bechterew).

Als Folgen von Exstirpation der relativ ausgedehnten sog. Kopfregion[1]) beschrieb zunächst H. Munk (G. M. 4, 53, 1878) Verlust der Druckgefühle in der kontralateralen Gesichtshälfte und Lähmung („Seelenbewegungslosigkeit“) der zugehörigen Zungenhälfte und Mundmuskulatur. Auf eine Schädigung der Kopfregion weisen ferner nach H. Munk (G. M. 11, 150, 1882) die Störungen der Nahrungsaufnahme, des Fressens und Saufens hin, welche gelegentlich bei fortschreitender Entzündung nach Abtrennung beider Stirnlappen zur Beobachtung kamen.

Störungen des Freßaktes, bzw. der Kiefer- und Zungenbewegungen (motorische Aphagie) neben Schädigung der Kopfbewegungen, z. B. Verfehlen des dargebotenen Bissens, wurden ferner von Goltz (1884, 1888) beim Hunde beschrieben, allerdings nach ausgedehnter beiderseitiger Verletzung der vorderen Hirnpartie. Das Tier vermochte wohl noch zu lecken, nicht aber zu saufen oder Stücke fester Nahrung aufzunehmen. Analoges stellte Schrader an Vögeln fest. Schon vorher hatte übrigens Schiff[2]) nach einseitiger ausgedehnter Vorderhirnläsion Freßstörungen auf der Gegenseite beobachtet: Verlieren des Bissens aus dem Munde, Zurückbleiben von Speiseteilen in den Backentaschen daselbst.

---

[1]) Dieselbe umfaßt nach H. Munk nicht bloß die oben bezeichnete Rindenpartie, d. h. den *Gyr. ectosylv. ant.* und die basale Hälfte des *Gyr. comp. ant.* bzw. die Vereinigung von *Gyr. coronalis, ectosylv.* und *sylviacus*, sondern auch den *Gyr. coronalis* (inkl. Hitzigs Orbiculariszentrum) und den *Gyr. sylv. ant.* Beim Affen rechnet H. Munk etwa die untere Hälfte beider Zentralwindungen als Kopfregion (vgl. Feld E auf Fig. 11 u. 12). — [2]) Lez. 1873, p. 338, Ges. Beitr. 3, 517.

Eine genauere Lokalisation für experimentell erzeugte Störungen des Kauens und Schluckens gaben Trapeznikoff und Bechterew, sowie D. Frank, deren Befunde den Reizeffekten nach Ferrier und Hitzig entsprechen. Der Hund zeigt nach einseitiger Abtragung des *Gyr. ectosylv. ant.*, des *Gyr. compos. ant.* und des *Gyr. sylv. ant.* eine vorübergehende Behinderung im Ergreifen, Festhalten und Zerkauen der Nahrung auf der Gegenseite (D. Frank. — Die weniger ausgedehnten Läsionen von Trapeznikoff blieben symptomlos). Doppelseitige Operation hat den Verlust der spontanen Nahrungsaufnahme für zwei bis drei Wochen zur Folge. Analoge Störungen wurden von D. Frank beim Affen beobachtet: nach bilateraler Abtragung der unteren Partie beider Zentralwindungen einschließlich des Operculums war das Erfassen und Festhalten der Nahrung mit dem Munde anfangs ganz unmöglich, blieb auch später dauernd erschwert. Am Schimpansen hat Abtragung des untersten Teiles der vorderen Zentralwindung Hemiparese des gekreuzten Mundfacialis und des Hypoglossus, nicht des Stirnfacialis zur Folge (Grünbaum und Sherrington). — Die Versuche von Gerwer und Bechterew haben gezeigt, daß nach beiderseitiger Exstirpation der Reizstelle für Magensaftsekretion (vorderstes Ende des *Gyr. coronalis* beim Hunde) die psychische Reizung durch Vorzeigen von Futter (Neckversuch nach J. P. Pawlow) ohne Erfolg auf die Saftabsonderung bleibt, während Zerstörung der Nachbarwindungen diese Wirkung nicht hat.

4. Bezüglich des Kehlkopfes.

Nach beiderseitiger Exstirpation der Reizstelle für Adduktion der Stimmbänder (Übergang von *Gyr. sigmoides ant.* und *Gyr. coronalis*) verliert der Hund das Vermögen zu bellen: er gibt nur noch quietschende, winselnde Laute von sich (Krause, corticale Stimmbandlähmung nach Semon u. Horsley); einseitige Läsion bedingt eine gleiche, aber vorübergehende Störung (Duret, 1878, p. 142). Onodi bestritt hingegen einen Einfluß corticaler Läsionen auf die Phonation. — Angeschlossen sei der Hinweis auf die Beobachtung Osawas, daß der Papagei nach einer bestimmten Läsion der linken Hemisphäre die erlernte „Sprache" definitiv, nach rechtsseitiger Verletzung nur vorübergehend verliert.

5. Bezüglich der Nacken- und Kopfbewegung, sowie des frontalen oculomotorischen Zentrums.

Bezüglich der Nackenregion des Hundes besteht eine erhebliche Divergenz zwischen den Ergebnissen der Reizversuche Hitzigs und der Exstirpationen wie Reizungen H. Munks. Während der erstgenannte den Focus für Bewegungen von Kopf und Nacken im lateralen Drittel des *Gyr. sigmoides ant.* angab, bezeichnete H. Munk das von Hitzig „unerregbar" (d. h. ohne Wirkung auf die Skelettmuskulatur) befundene mediale Drittel bis die Hälfte desselben Gyrus als reizbar, als „Nackenregion" gemäß den Reizungs- und Ausfallseffekten. Beim Affen liege die entsprechende Partie innerhalb bzw. vor der Biegung des *Sulc. praecentralis*, woselbst Ferrier, Hitzig, Beevor u. Horsley das frontale Zentrum für Kopf- und Augenbewegungen aufgefunden haben. Nach einseitiger Exstirpation ist, H. Munk

zufolge, die Fähigkeit, Kopf und Nacken nach der Gegenseite zu drehen, aufgehoben; der Kopf ist dauernd nach der Operationsseite gewendet, anfangs erfolgt auch bei Lokomotion Abweichung in demselben Sinne. Auch fehlen die Druckgefühle im Nacken. — Im Gegensatze hierzu hatte Hitzig bereits 1874 am Hunde gefunden, daß Läsionen der später von H. Munk bezeichneten Partie, ebenso der angrenzenden Stirnwindungen keine Störungen der Motilität zur Folge haben — wenn nicht die Verletzung tief ins Marklager reicht und den Stabkranz der benachbarten Rindenteile mitbetrifft. — Die Ergebnisse H. Munks erscheinen nach dem Gesagten meines Erachtens nicht geeignet, als Beweis dafür zu dienen, daß dem motorischen und damit wahrscheinlich auch dem sensiblen Rindenfelde für den Nacken beim Hunde eine andere Lage zukommt, als sie Hitzig nach den positiven Effekten elektrischer Reizung und nach den obigen negativen Exstirpationsresultaten angegeben. Die am Affen gewonnenen Befunde sind bezüglich der Kopfbewegungen untereinander vereinbar; doch bleibt zu berücksichtigen, daß die Reizungsergebnisse Hitzigs das Bestehen eines zweiten, zentralen Kopffocus dartun und das Nackenbewegungszentrum etwa in die Mitte der vorderen Zentralwindung lokalisieren (bestätigt von Sherrington u. Grünbaum).

Bezüglich des frontalen oculomotorischen Zentrums liegt für den Affen eine Angabe von Ferrier u. Yeo (1883, p. 222) vor, nach welcher Exstirpation dieses Gebietes „Lähmung“ an Kopf und Augen bedinge. Am Hunde beschrieb bereits Prévost (1868) nach Verletzung des Vorderhirns Déviation conjuguée nach der operierten Seite (bei Kleinhirnverletzungen nach der Gegenseite — bei Reizung durchweg umgekehrt).

6. Bezüglich Rumpfregion und Stirnlappen.

Die Reizversuche Hitzigs am Hunde hatten zur Bestimmung eines Focus für Rumpfbewegungen im lateralen Teile des *Gyr. sigmoides ant.* geführt. In den späteren Experimenten an anthropoiden Affen wurden beschänkte Rumpfbewegungen von der medialen, oberen Grenze der vorderen Zentralwindung und vom Fuße der ersten Stirnwindung aus erhalten, umfassendere von einer schmalen Zone zwischen dem oberen und dem mittleren Drittel der vorderen Zentralwindung (Grünbaum und Sherrington).

Demgegenüber zog H. Munk (G. M. **4**, 55 bis 60, 1878; **11**, 139 bis 178, 1882) aus seinen Exstirpations- und Reizungsversuchen an Hund und Affe den Schluß auf eine ganz andere Lokalisation der Motilität und Sensibilität des Rumpfes. Er bezeichnete den Stirnlappen, d. h. den vor der *Fiss. supraorbitalis* bzw. *praecentralis* gelegenen Hirnabschnitt als Fühlsphäre des Rumpfes. Nach beiderseitiger Abtrennung des Stirnlappens (mittels eines durchreichenden Frontalschnittes vor jener Furche) sah H. Munk beim Hunde katzenbuckelartige Krümmung und Bewegungslosigkeit der Lendenwirbelsäule, speziell bei Beginn und bei Langsamkeit der Bewegungen; Drehungen erfolgen ungeschickt, und zwar nur im Becken, die Motilität des Nackens ist jedoch nicht beeinträchtigt. — Nach einseitiger Verletzung vermag das Tier infolge der Unbeweglichkeit der kontralateralen Rumpfhälfte beim Gehen und Laufen nur Drehungen nach der operierten Seite auszuführen. Hingegen leidet die Beweglichkeit der Wirbelsäule selbst nach doppelseitiger Abtragung

der Extremitätenregion nicht (Berl. Sitzungsber. 1900, S. 770). — Noch erheblicher sind die Störungen, welche der einseitig operierte Affe aufweist: Krümmung der Wirbelsäule konvex nach der Gegenseite, Drehung (anfangs sogar jegliche Bewegung) nach dieser Seite ist unmöglich, zumeist sind gleichzeitig die Nackenbewegungen gestört. Im Anschlusse an bilaterale Läsion ist — nach anfänglichem Unvermögen, die freie Sitzstellung innezuhalten, so daß Arm oder Rücken nach einer Stütze suchen — später zwar Gehen und Klettern in gerader Richtung möglich, jedoch keinerlei Drehung. Auch besteht dauernd Katzenbuckelkrümmung der Wirbelsäule: die Kniee kommen in die Achselhöhlen zu stehen, das Kinn wird dicht an den Knieen gehalten, das Gesicht nach unten gewendet. Beim Springen schlägt das Tier leicht nach vorn über. Die Äußerungen von Gemütsbewegungen, wie Angst oder Freude, sowie das Beobachtungsvermögen erscheinen ungestört.

Hingegen findet H. Munk (1900) nach Zerstörung der Reizstelle, welche Horsley u. Schäfer im *Gyr. marginalis* des Affen für den Rumpf angegeben haben, nur Fehlen der Sitzstellung und Ungeschicklichkeit der Extremitäten; er betrachtet daher die von den genannten Autoren gesehene Wirbelsäulenkrümmung als passiv bedingt durch Kontraktion von Extremitätenmuskeln.

H. Munks Befund einer länger anhaltenden Parese der Rumpfmuskeln und einer kürzer dauernden Sensibilitätsstörung wurde von Grosglick bestätigt; hingegen zog die Abtragung beider Stirnlappen am Hunde keinen Intelligenzdefekt nach sich.

Im Gegensatze zu den Ergebnissen H. Munks, welcher durch die Abtrennung des Stirnlappens mittels Frontalschnittes eine tiefreichende und eventuell zugleich ausgedehnte Läsion erzeugte, hatte Hitzig (G. A. **1**, 72, 84) bereits 1874 nach einseitiger Excision oder Auslöffelung der Stirnrinde beim Hunde keine Störungen der Motilität erhalten; für diesen Hirnteil vermutete er vielmehr nach vergleichend-anatomischen und klinischen Gesichtspunkten eine engere Beziehung zu den höheren psychischen Tätigkeiten. Auch Ferrier (1876, Üb. S. 256, 324; 1892, S. 164), ebenso Schäfer und Horsley erhielten an doppelseitig operierten Affen keine Störung der Bewegungen. In seinen ersten, durch Wundinfektion komplizierten Versuchen beschrieb Ferrier hingegen als Folgen der Operation Schädigung der Intelligenz, Apathie oder Ruhelosigkeit und Verlust der Fähigkeit, aufmerksam zu beobachten. In späteren Experimenten mit Yeo (1883) blieb die Exstirpation der Stirnpolregionen ganz symptomlos. — Hitzigs negatives Resultat am Hunde wurde von H. de Boyer (p. 46), sowie von Kriwortow und Goltz bestätigt. Der letztere hatte zuvor in Verein mit Moolmann gewisse Störungen beschrieben, jedoch nur nach ausgedehnter Verletzung bzw. „vollständiger Wegnahme beider Stirnlappen“. Speziell waren die langsamen, kurzen Drehungen des Tieres behindert, doch vermochte der Hund brüsk die Schnauze an die Schwanzwurzel zu bringen[1]).

Mehrere Untersucher beschrieben gleich Ferrier und Lussana Störungen der Intelligenz nach Stirnhirnverletzung bei intakter Motilität. Nach Bianchi (1895) bleibt bei Hunden und Affen zwar einseitige Exstir-

[1]) H. Munk erklärt dieses Verhalten als Ausfall der isolierten Bewegung des Rumpfes bei Erhaltenbleiben der Gemeinschaftsbewegungen. (Berl. Sitzungsber. 1900, S. 770).

pation ohne psychische Alterationen, nach doppelseitiger fehlen solche jedoch niemals. Die Verletzung habe zudem vorübergehende optische Störungen im Gefolge (vgl. das oben bezüglich des *Gyr. sigmoides* und seiner Markstrahlung Gesagte); ein häufiger, vorübergehender Nebeneffekt ist ferner Biegung der Wirbelsäule mit der Konkavität nach der operierten Seite, ein nur gelegentlicher Hemiparese der kontralateralen Vorderextremität. — Die Resultate M. Friedmanns, welche auf Charakterveränderung zu sinnloser Wut nach Abtragung des Stirnhirns bei Kaninchen und Sperling lauten, waren durch allgemeine Infiltration des Gehirns kompliziert. — Sh. J. Franz konstatierte an abgerichteten Katzen, welche gelernt hatten, durch Selbstöffnen ihres Käfigs, z. B. mittels Riegel oder Zugschnur, zum Futter zu gelangen, den Verlust dieser Assoziationen, wenn beide Stirnlappen abgetragen wurden. Andere Hirnverletzungen hatten nicht diesen Erfolg. Die verlorenen Assoziationen konnten allerdings wiedererlernt werden. Alle frontal operierten Tiere neigten zu Abmagerung und Erkrankungen.

Nach dem Vorstehenden ist die Motilität und Sensibilität des Rumpfes beim Hunde wahrscheinlich in der lateralen Partie des *Gyr. sigm. ant.* repräsentiert zu denken, beim Affen in gewissen Abschnitten der vorderen Zentralwindung und in der hinteren Partie der ersten Stirnwindung, nicht aber, wie H. Munk annimmt, im ganzen Stirnlappen. Die Annahme einer engeren Beziehung des Stirnlappens, speziell seiner Polregion, zu den höheren geistigen Funktionen[1]) erscheint allerdings durch die bisherigen Tierversuche nicht hinlänglich gestützt, doch sei auf die analog lautenden klinischen Erfahrungen und die Ergebnisse der Hirntektonik am Menschen verwiesen (s. unten).

7. Bezüglich der Ohrregion.

Nachdem Hitzig durch Reizung zu beiden Seiten des hinteren Endes der *Fiss. sylvii* am Hunde nicht selten Bewegungen des kontralateralen Ohres erhalten hatte[2]), beschrieb H. Munk (G. M. **4**, 52 bis 53) nach Läsion des *Gyr. sylv. post.* Fehlen oder Minderung der Ohrbewegung auf der Gegenseite: die Muschel war zugleich gefühllos, zumal an der konvexen Fläche. Er bezeichnete daraufhin jene Rindenpartie als Ohrregion oder Fühlsphäre des kontralateralen Ohres (Zone *G* auf Fig. 11 u. 12). Beim Affen nimmt nach H. Munk die gleichwertige Zone das oberste Ende der ersten Schläfenwindung ein, etwas auf den vorderen Schenkel des *Gyr. angularis* übergreifend.

B. Läsionen in den Rindenfeldern der höheren Sinne.

1. Sehsphäre und Parietooccipitallappen.

Die Beziehung des Sehvermögens zu einem bestimmten Hirnteil wurde zuerst von Panizza (1855) dadurch erkannt, daß beim Hunde einseitige Rindenausschaltung „etwas unterhalb des Scheitelhöckers“ von Blindheit des kontra-

[1]) H. Munk bestreitet nachdrücklich das Zustandekommen psychischer Alterationen durch Verletzungen, die auf das Stirnhirn beschränkt sind — solche seien vielmehr durch ausgedehnte Mitleidenschaft der Rinde überhaupt bedingt (Berl. Sitzungsber. 1901, S. 1149). — [2]) Vgl. die Reizeffekte vom hinteren Teile der ersten Schläfenwindung beim Affen, sowie die Angaben bezüglich eines frontalen und zentralen auriculomotorischen Zentrums neben dem temporalen.

lateralen Auges, doppelseitige Operation von völliger Blindheit gefolgt war. Diese Beobachtungen wurden gestützt durch das Eintreten sekundärer Atrophie des Occipitalhirns der anderen Seite nach Wegnahme eines Auges bei neugeborenen Hunden und Kaninchen.

Ohne Kenntnis dieser Befunde, welche erst Tamburini 1880 wiederentdeckte, gelang es Hitzig 1874, durch Exstirpation des *Gyr. suprasylvius* und *ectosylvius med.*, bzw. durch ausgedehnte Läsion des Occipitalhirns (1876) an Hunden Blindheit und Pupillenerweiterung auf dem kontralateralen Auge hervorzubringen. Reizung daselbst ergab Verengerung der Pupille. (Über die häufige Begleiterscheinung eines „Defektes der Willensenergie“ s. oben.) Hitzig lokalisierte daraufhin das corticale Sehen in den Hinterhauptslappen. — Cerebrale Sehstörungen beim Hunde wurden auch von Goltz (1876), allerdings nach ausgedehnten Verletzungen, ferner von Bochefontaine u. Viel (in Verein mit Hörstörungen) nach Injektion von Silbernitrat in den hinteren Hirnabschnitt beschrieben. Auch Moelis Versuche an Kaninchen und Tauben wiesen auf das Occipitalhirn hin.

Am Affen bezeichnete Ferrier ursprünglich (1875) auf Grund verhältnismäßig tiefreichender Läsionen den *Gyr. angularis* als Sehzentrum, während er den Occipitallappen als Rindenfeld für die Visceralgefühle, als sogenanntes Hungerzentrum ansah. Später schloß Ferrier mit Yeo (1883) den Occipitallappen in die Sehsphäre ein, Exstirpation des *Gyr. angularis* mache nur vorübergehende Hemiopie (ebenso Lannegrace), Zerstörung beider Occipitallappen und beider *Gyr. angulares* habe volle Blindheit zur Folge. — Nach dem heutigen Stande der Kenntnisse ist der *Gyr. angularis* des Affen mit Sicherheit von der Sehsphäre auszuschließen und diese auf den Occipitallappen bzw. auf einen bestimmten Teil desselben zu beschränken. Es lehren dies vor allem die Experimente H. Munks (G. M. 1886, S. 111, 179), welche die völlige und dauernde Erblindung („Rindenblindheit“) nach totaler Exstirpation beider Occipitallappen beim Affen, bzw. des parietooccipitalen Hirnteiles beiderseits beim Hunde, dartun. H. Munk widerlegte damit die Angaben von Luciani (1884) und Goltz (1888), daß jene Operation am Hunde das Sehvermögen nur vorübergehend aufhebe. Der rindenblinde Affe (G. M. **5**, **7**, **9**, **15**, **16**) und Hund (**6**, **14**, **15**) vermögen Hindernissen nicht mehr auszuweichen; sich selbst überlassen, verharren sie in Bewegungslosigkeit. Zum Gehen gebracht, schreitet der Hund langsam vorwärts, den Kopf weit vorgestreckt, mit der Schnauze den Boden abtastend. Beim rindenblinden Affen erfolgen noch spontan wie reflektorisch normale assoziierte Augenbewegungen (Bernheimer), was bei dem Unversehrtbleiben des frontalen und des temporalen Zentrums begreiflich ist. Jener Befund H. Munks am Affen wurde von Schäfer in Verein mit Horsley (1888), Thompson und Brown (1890), sowie von Vitzou (1892) bestätigt, der Befund am Hunde von Vitzou (1888) und Richet (1890). Ein analoges Resultat erzielte H. Munk an niederen Säugetieren, speziell an Kaninchen, und zwar auch an neugeborenen, (**13**, **15**, 288 contra Gudden und Christiani), an Meerschweinchen und Ratten (G. M. **13**), dann auch an Tauben (G. M. **12**, **15**, 278), was Corin u. van Beneden bestätigten.

Jene irrtümliche Bezeichnung des *Gyr. angularis* als Sehzentrum oder als Bestandteil der Sehsphäre überhaupt war dadurch bedingt, daß der unter jener

Rindenpartie hinziehende occipitale Stabkranz bzw. die Sehstrahlung mitverletzt worden war. Diese irreführende Komplikation wurde von H. Munk erkannt (G. M. 7, 105; 9, 124), der andererseits aber den *Gyr. angularis* als Fühlsphäre des Auges erklärte (G. M. 4). Auch Schäfer, Horsley, Brown und Thompson gelangten durch oberflächliche Verletzungen zu dem Resultate, daß der *Gyr. angularis* nicht zur Sehsphäre gehört. Die mitunter für wenige Tage eintretende Hemianopsie oder Hemianästhesie auf der Gegenseite ist wohl auf eine Zirkulationsstörung zu beziehen. Andererseits bleibt aber auch die Motilität und Sensibilität der Augen, entgegen Munks Angabe, ungestört. Ebenso erhielt Hédon nach Verletzung des *Gyr. angularis* oder selbst der konvexen Oberfläche des Occipitallappens keine Sehstörung.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Lehre von der Rindenlokalisation des Sehvermögens brachte H. Munk [G. M. 3, 4 [1]), 1878] durch den Nachweis, daß beim Affen jeder Occipitallappen beide Augen, und zwar die Retinahälften derselben Seite bzw. die kontralateralen Gesichtsfeldhälften beherrscht. Einseitige Exstirpation hat nämlich einen entsprechenden Ausfall, dauernde homonyme Hemianopsie, zur Folge. Ferrier hatte ursprünglich (1876) angegeben, daß bloß das Auge der Gegenseite geschädigt werde, später bestätigte er mit Yeo (1880) den angeführten Befund (zugleich unter Nachweis hemianopischer Pupillenstarre). Zu demselben Resultate kamen ferner Luciani, Tamburini u. Seppilli (allerdings unter irriger Einbeziehung des *Gyr. angularis*), ebenso Schäfer u. Horsley (1888), Lannegrace, Thompson, Brown (1890), Mazza, Vitzou (1892).

Daß auch bei Hund und Katze jedes Auge mit beiden Hemisphären verbunden ist, war zwar bereits abzuleiten aus den Versuchen von Nicati, welcher nach medianer Halbierung des Chiasma bei Katzen noch ein gewisses Sehvermögen nachwies. Ebenso konstatierten Luciani u. Tamburini [2]) (1879) nach Läsion im linken Occipitalhirn eine schwere Sehstörung rechts, eine leichte links; Goltz [3]) (1879) hatte Wiederkehr des Sehens auf dem rechten Auge beobachtet nach Verletzung in der linken Hinterhauptsgegend und Wegnahme des linken Auges. — Den detaillierten Nachweis für den obigen Satz erbrachten jedoch erst die Versuche H. Munks (G. M. 5, 63, 1879, 6, 7, 9, 14), welche dartun, daß auch nach Exstirpation des ganzen occipitalen Hirnteiles der einen Seite im kontralateralen Auge ein schläfenwärts gelegener Netzhautstreifen bzw. die nasale Randpartie des Gesichtsfeldes Sehvermögen behält. Hingegen bleibt der mediale Hauptanteil der Netzhaut bzw. der temporale des Gesichtsfeldes dauernd rindenblind. Das Umgekehrte gilt für das Auge der operierten Seite. Beim Hunde steht demnach jede Netzhaut zum größten, medialen Teile mit dem gegenseitigen und nur zu einem kleinen, lateralen Teile mit dem gleichseitigen Occipitalhirn in Verbindung. (Mit diesem Satze sei der Bedeutung des *Chiasma opticum* nichts präjudiziert!) Jener laterale Teil mißt nach H. Munk (G. M., S. 89), ebenso nach

---

[1]) Siehe auch Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin 1877 bis 1878, S. 42. — [2]) Die Genannten fanden nach Exstirpation des *Gyr. suprasylvius* das kontralaterale Auge fast völlig blind, das gleichseitige schwach amblyopisch, doch schwinde die Sehstörung bald. Auch nach beiderseitiger Zerstörung erfolge schließlich Restitution. — Thompson u. Brown (1890) beschrieben nach tiefgreifender Exstirpation der Occipitalregion totale Blindheit des gekreuzten Auges für Hund und Katze und vorübergehende gekreuzte Hemianästhesie. — [3]) Pflügers Arch. 20, 43, 1879 — bereits 1876 vermutet (Pflügers Arch. 13, 25).

J. Loeb und Vitzou (1893), günstigsten Falls an Breite etwa ein Viertel des Gesichtsfeldes im Horizontalmeridian. — Jener wichtige Befund wurde von J. Loeb (1884), Vitzou, Lannegrace, Cerelitzky, Crispotti bestätigt. Ein gleiches Ergebnis hatten die umfassenden Versuche Hitzigs (G. A. 2, 289 bis 608, Ausnahmen siehe S. 568, 597), welcher es zudem als sehr wahrscheinlich bezeichnete, daß das laterale Viertel von beiden Hemisphären, allerdings stärker von der gleichnamigen innerviert werde (S. 569, 597).

Dasselbe Gesetz einer doppelseitigen, partiell gekreuzten Verbindung zwischen Auge und Occipitalhirn könnte sehr wohl auch für jene Tiere gelten, bei welchen die peripheren Anteile der Sehleitung, die *Nervi optici*, eine totale Kreuzung eingehen. Erscheint doch der Newton-Müller-Guddensche Satz, dem zufolge das anatomische Verhalten der Sehnerven im Chiasma einen direkten Schluß gestatte auf die relative Lage der beiden Gesichtsfelder, durch die objektive Bestimmung und Messung des binocularen Gesichtsraumes verschiedener Tiere mit partieller oder totaler Opticuskreuzung widerlegt (A. Tschermak[1]).

Im Gegensatze zu den geschilderten gesicherten Befunden erscheint die Frage nach der genaueren Begrenzung, sowie nach der funktionellen Einteilung der Sehsphäre beim Hund und Affen heute noch nicht definitiv beantwortet. Am Hundehirn hat H. Munk [G. M. 3, 4, (1878)] die Parietooccipitalregion der Konvexität wie der Medialfläche als Sehsphäre bezeichnet und begrenzt durch eine frontale Linie, welche verlängert in die *Fiss. ectosylvia post.* übergeht, und durch eine horizontale, in die *Fiss. ectosylv. med.* laufende. Der genannte Rindenbezirk umfaßt den hinteren oberen Teil der ersten und zweiten Urwindung, genauer gesagt des *Gyr. suprasylv. post.*, *ectolateralis* und *entolateralis*, *suprasplenialis* und *postsplenialis*. Einen aus der dritten Urwindung bzw. dem *Gyr. ectosylv. med.* ausgeschnittenen Zwickel hat H. Munk später (G. M. 1882, S. 313 und Berl. Sitzungsber. 1890, S. 53) von der Sehsphäre ausgenommen[2] (vgl. Fig. 11). — Beim Affen wird von H. Munk die Rinde des ganzen Occipitallappens hinter der *Fiss. parietooccipitalis* als Sehsphäre angesprochen (vgl. Fig. 12).

Auf Grund partieller Exstirpation innerhalb der von ihm bezeichneten Sehsphäre und dadurch bedingter, umschriebener Ausfälle (Skotome) im

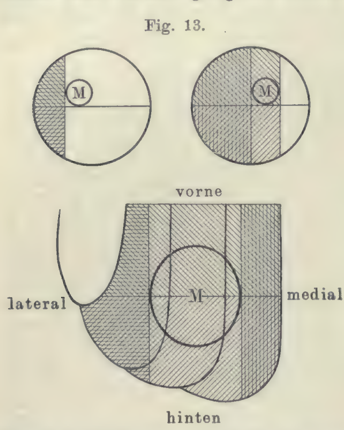
---

[1]) Pflügers Arch. 91, 1, 1902. — [2]) Monakow (Arch. f. Psychiat. 20, 714, 1889) ist auf Grund der anatomischen Untersuchung der Hundgehirne H. Munks, an denen die faktische Läsion weiter nach vorn reichte, als beabsichtigt war, geneigt, die Grenze der Sehsphäre weiter nach vorn zu verlegen und den größeren Teil der sogenannten Augenregion ihr zuzurechnen. Munk hält jedoch nach neuen Versuchen (Berl. Sitzungsber. 1899) seine frühere Bestimmung der vorderen Grenze gegen die sogenannte Augenregion aufrecht. Kalberlah [Arch. f. Psychiat. 37 (3) (1903)] fand, daß Eingriffe in der Scheitelgegend überhaupt als regelmäßige, aber vorübergehende Folgen haben: hemianopische Sehstörung, welche die unteren Gesichtsfeldteile in höherem Grade betrifft, sowie Beeinträchtigung der optischen Reflexe. Eine Grenze zwischen der „Augenregion" und der „Sehsphäre" nach Munk läßt sich danach nicht feststellen. Luciani, Tamburini u. Seppilli (Funktionslokalisation, Übers. 1886) bezeichnen beim Hunde den *Gyr. suprasylv.* in einer Ausdehnung von der Frontal- bis zur Occipitalregion als Sehsphäre. Auch beim Affen strahle dieselbe in das Parietalhirn aus. Nach alleiniger Exstirpation beider Occipitallappen bestehe keine dauernde Rindenblindheit, es restiere bloß Seelenblindheit (Luciani, Brain 7, 145, 1884).

Gesichtsfelde gelangte H. Munk weiterhin zu einer detaillierten Speziallokalisation innerhalb jener Rindenpartie (speziell beim Hunde). Die zentralen Elemente der Sehsphäre seien ebenso regelmäßig und kontinuierlich angeordnet wie die lichtempfindlichen Netzhautelemente, und zwar in einem der peripheren Anordnungsweise durchaus entsprechenden Sinne. Es bestehe eine Projektion der Netzhaut auf die Sehsphäre. Das bezügliche Detail für die Sehsphäre des Hundes ergibt sich aus dem nachstehenden Schema, welches nach dem Vorgange von Hitzig (G. A. 2, 288) entworfen ist (vgl. Fig. 13).

Schematisch gesprochen gehört nach Munk das laterale Viertel der Sehsphäre zum lateralen Viertel der gleichseitigen Retina, die medialen drei Viertel zu den medialen drei Vierteln der gegenseitigen Retina, und zwar so, daß beim Fortschreiten in medialer Richtung die Sehsphärenelemente immer mehr medial gelegenen Retina-Elementen entsprechen. Die Mittelpartie der Sehsphäre (Stelle A^1, in Fig. 13 mit M bezeichnet), steht demnach mit dem im Auge des Hundes noch etwas lateral gelegenen Foveabezirke (M) in Zusammenhang: derselbe ist auf einen verhältnismäßig sehr großen Teil der Sehsphäre projiziert (VI. M.). Zudem entspricht die vordere Partie der Sehsphäre den oberen Netzhauthälften, die hintere den unteren. H. Munk bezeichnete die Annahme als sehr wahrscheinlich, daß die entsprechende Kreuzung und Umlagerung der Fasern im Chiasma erfolge (G. M., S. 76). Nach ihm werden demnach die als identisch oder besser als korrespondent anzusehenden Stellen nicht von derselben Rindenpartie aus versorgt (G. M. 9, 128; 16, 299).

Fig. 13.



Schema der Beziehungen zwischen den Netzhäuten (von hinten gesehen) und der linken Sehsphäre (von oben gesehen) nach den Angaben von H. Munk.

Nach Exstirpation der Stelle A^1 tritt nach H. Munk auf dem kontralateralen Auge „Seelenblindheit" ein, d. h. Verlust der im Laufe des Lebens erworbenen Gesichtsvorstellungen, in denen die Erinnerungsbilder enthalten sind, und zudem Rindenblindheit der Stelle des deutlichsten Sehens, der Foveagegend. Das Tier überwindet zwar — auf jenes Auge beschränkt — noch Hindernisse und reagiert auf außerhalb der Gesichtslinie befindliche optische Reize; es erkennt jedoch seine Umgebung, den gewohnten Futternapf, den Wassereimer, die Peitsche nicht wieder. Es fehlt auch der Lidreflex auf Näherung der Hand. Allmählich bilden sich die Gesichtsvorstellungen im Reste der Sehsphäre von neuem: die Seelenblindheit schwindet auf dem betroffenen Auge durch „Sehenlernen", die partielle Rindenblindheit hingegen bleibt dauernd bestehen (VI, S. 100). — Beiderseitige Exstirpation der Stelle A^1 bedingt nach Munk allgemeine Seelenblindheit für die Eindrücke beider Augen, außerdem Rindenblindheit beider Foveabezirke. Das

Tier hält seine Augen weit offen und fast unbeweglich. — Entgegen dieser Deutung des Zustandes als Seelenblindheit, welcher sich Richet (1892 — jedoch auf Grund von Zerstörung des *Gyr. ectosylv. medius*) angeschlossen hat, faßte ihn Goltz [1]) als einfache Wahrnehmungsschwäche, sogenannte Hirnsehschwäche, mit hochgradigem Defekt des Farben- und Ortssinnes der Netzhaut auf. Mauthner erklärte das Verhalten des Tieres als einfache Folge der Rindenblindheit der Fovea, Loeb, Hitzig (G. A. 2, 567 bis 584), Monakow und Bernheimer als einfache vorübergehende Blindheit und Wahrnehmungsstörung.

Eine Bestätigung der von ihm erschlossenen Projektion sieht H. Munk in den Ergebnissen der mit Obregia ausgeführten Reizversuche am Hunde. Die bei Reizung der vorderen Sehsphärenpartie eintretende Senkung weise auf die Beziehung zu den oberen Netzhauthälften hin, die von hinten aus zu erzielende Hebung auf die Verknüpfung mit den unteren, die Bewegungslosigkeit bei Reizung in der Mitte auf die Beziehung zur Macularegion.

Die vorstehend wiedergegebene Lehre H. Munks wurde von J. Loeb, allerdings mit unzureichenden Beobachtungen, bekämpft; speziell bleibe Verletzung der Stelle A^1 mitunter ohne Sehstörung oder führe zu einer solchen in der lateralen Gesichtshälfte des kontralateralen Auges, eventuell auch in der medialen des gleichseitigen Auges, jedoch nie zu einem zentralen Skotom.

Eine sehr eingehende und exakte Prüfung der Angaben Munks über Ort und Gliederung der Sehsphäre hat in letzter Zeit Hitzig unternommen. Zugleich verfolgte derselbe als erster genau den Verlauf der corticalen Sehstörungen und gab eine exakte, perimetrische Methode zur Untersuchung des Tieres (in der Schwebe oder unter Festhalten, z. B. zwischen den Knieen) an, wodurch erst Sicherheit in der Bestimmung der Gesichtsfeldausfälle erreicht wird.

Zum Abtasten des Gesichtsfeldes dient ein bewegtes Stück Fleisch, eventuell wird der Blick durch ein zweites, ruhendes Stück festgehalten (G. A. 2, 299 bis 304, vgl. die Kritik der Untersuchungsweise Munks, S. 547). Zur Untersuchung auf ein zentrales Skotom wurde der Stoßversuch verwendet, d. h. rasches Annähern eines mittels Pinzette gefaßten Fleischstückes in der Richtung der Gesichtslinie.

Nach Hitzigs Ergebnissen veranlassen umschriebene Rindenexstirpationen von 2 bis 3 mm Tiefe in der Parietooccipitalregion der Konvexität regelmäßig Störungen des Sehvermögens für Fleisch oder Licht und der optischen Reflexe. Doch können solche Störungen fehlen, speziell wenn schon eine Operation vorausgegangen und deren hemianopischer Effekt geschwunden ist. Die Beeinträchtigung der optischen Reflexe erscheint relativ selbstständig und ist meistens von längerer Dauer. Beiderlei Ausfallserscheinungen sind jedoch vorübergehend (zwei bis drei Wochen), wenn nicht zugleich eine tiefgreifende Läsion des Occipitalmarkes stattgefunden hat (6 Fälle unter 91). Eine typische Projektion nach dem Munkschen Schema und mit der Konsequenz dauernder lokaler Gesichtsfelddefekte besteht innerhalb jener Rindenpartie nicht.

Speziell fehlt eine nähere Beziehung der Region A^1 nach Munk zur *Fovea*. Die Sehstörungen tragen zumeist den Charakter einer typischen homonymen Hemianopsie in den kontralateralen Teilen beider Gesichtsfelder (über interessante Ausnahmen 2, 568). Dabei ist die Stelle des deutlichsten Sehens nicht immer,

---

[1]) Pflügers Arch. 26, 43, 1881; G. A. 1881, S. 175.

jedenfalls nicht vorwiegend mitgeschädigt. Bei der Restitution schreitet die Aufhellung im Gesichtsfelde von medial nach lateral und zugleich meist von unten nach oben vor, so daß in der Regel der untere nasale Gesichtsfeldanteil, bzw. die Gegend der Fovea zuerst wieder frei wird. — Hitzig bezeichnet es als sehr wahrscheinlich, daß die den medialen, gemeinsamen Anteil des Gesichtsfeldes beherrschenden lateralen Streifen beider Retinae von beiden Hemisphären aus, von der gleichnamigen stärker innerviert werden (S. 569, 597). In der ersten Periode des Ablaufes der Sehstörung besteht für gewisse Gesichtsfeldpartien völlige Blindheit, in der zweiten wohl Wahrnehmung der Objekte, aber kein Wiederkennen und keine präzise Lokalisation — also eine Störung der Wahrnehmung, nicht der Assoziation, wie bei der Seelenblindheit des Menschen (S. 572 bis 574). Die experimentelle Erzeugbarkeit von Seelenblindheit beim Hunde bestreitet Hitzig (S. 578).

Läsionen in der vorderen Hälfte der Konvexität von Munks Sehsphäre führen häufig, aber nicht regelmäßig zu temporärer Blindheit der unteren Gesichtsfeldsektoren, wie sie von anderen Stellen aus nicht zu erhalten ist; durch Verletzungen der hinteren Hälfte sind öfters Skotome im oberen Sektor des kontralateralen Gesichtsfeldes unter Schonung des sonst fast regelmäßig betroffenen lateralen Segments zu beobachten. — Hingegen bleiben Sehstörungen durch Läsion in der parietooccipitalen Konvexität in der Regel dann aus, wenn dieser Operation eine Verletzung des *Gyr. sigmoides* der gleichen Seite vor einiger Zeit vorausgegangen und die hierauf in der Regel folgende Sehstörung geschwunden ist. Dasselbe ist der Fall bei sekundären Verletzungen des *Gyr. sigmoides* nach primärer Läsion des Occipitalhirns (Hitzig[1]), bestätigt von Imamura, S. 514 ff.; vgl. oben). Auch können nach dem eben genannten parietooccipitalen Eingriffe selbst umfangreiche Verletzungen derselben Region auf der anderen Seite symptomlos bleiben. Andererseits tritt eine längst geschwundene Sehstörung nach einem sekundären Eingriff in die andere Hemisphäre, der an sich ohne die typische Folge bleibt, mitunter wieder auf. (Hitzig in Bestätigung von Luciani u. Tamburini [1879], ebenso Imamura; Ähnliches bei Goltz[2]).

Die Ergebnisse Hitzigs lassen meines Erachtens nur zwei Möglichkeiten übrig. Entweder ist am Hundehirn die Parietooccipitalregion der Konvexität zwar der Sehsphäre zuzurechnen, jedoch eine völlige und rasche Vertretbarkeit der erstgenannten durch andere Rindenpartien anzunehmen (vgl. die theoretischen Anschauungen von Monakow bezüglich einer individuell relativ gefestigten Projektion, bei welcher die Macula besonders ausgedehnt vertreten ist, sowie jene von Bernheimer bezüglich einer vermutlich individuell verschiedenen Projektion ohne Regelmäßigkeit). — Oder die bezeichnete Rindenregion zählt überhaupt nicht zur Sehsphäre, die bei Exstirpation daselbst erzeugten Störungen des Sehvermögens und der optischen Reflexe beruhen auf Nebenverletzungen der Sehstrahlung, welche jedoch einer anderen Rindenpartie zugehört. Dabei wäre es recht wohl möglich, daß von den einzelnen Stellen der Parietooccipitalkonvexität aus, zumal bei tiefer reichenden Exstirpationen, in der Regel bestimmte Teile der Sehstrahlung, die bestimmten Retinapartien zugehören, mitverletzt werden. Es wäre dies ein analoges Verhalten, wie es nach tiefer greifenden Verletzungen des *Gyr. angularis* beim Affen und beim Menschen beobachtet wird; eben daraufhin galt ja die genannte Windung früher nach Ferrier als Sehsphäre. Für die angedeutete Möglichkeit der Sehsphärenlokalisation spricht die Feststellung Edingers, daß in den von Hitzig operierten Fällen auch ganz oberflächliche und umschriebene Rindenabtragungen (in 2 bis 3 mm Dicke) von keilförmig in

---

[1]) Berl. klin. Wochenschr. 1900, Nr. 45; Arch. f. Psychiat. **33**; G. A. **2**, 546, 590; vgl. H. Munk, Arch. f. Physiol. 1902, S. 545. — [2]) Pflügers Arch. **20**, 43, 1879.

die Tiefe reichenden Blutungen bzw. Erweichungen gefolgt waren, welche immer den dorsalen Abschnitt der aus dem Occipitalhirn zum Sehhügel und zum äußeren Kniehöcker ziehenden Fasermassen erreichten (Hitzig, G. A. 2, 553 bis 554). Noch mehr gilt dies für ausgedehnte Läsionen. — Andererseits macht Flechsig darauf aufmerksam, daß beim Hunde Teile der Sehstrahlung, bevor sie definitiv in ihre Endstätte eintreten, selbst mehrmals hintereinander in fremde Windungen tief hineinlaufen. Infolge dieser oberflächlichen Lagerung erwartet Flechsig, daß Sehstörungen beim Hunde durch Exstirpation einer ganzen Anzahl von Windungen ausgelöst werden, welche nicht als Endstationen der Sehstrahlung anzusehen sind (1904, S. 239).

Nach dem Angeführten ist die wirkliche Sehsphäre des Hundes statt auf der Konvexität eher auf der medialen Fläche des Occipitalhirns zu suchen, welche Munk nur allgemein mit zu seiner Sehsphäre rechnet, und zwar in der Umgebung des *Sulc. recurrens sup.* Es wäre dies eine Analogie zur Lage der Sehsphäre beim Menschen, welche sich nach pathologischen wie nach entwickelungsgeschichtlichen Befunden auf die beiden Lippen der *Fiss. calcarina* beschränkt. Bereits Hitzig (G. A. 2, 135, 599) vermutet für diesen Rindenteil die Einmündung der Sehstrahlung und besonders nahe Beziehungen zum Sehakt. — Jedenfalls bleibt die Lokalisation auf der medialen Fläche des Hundehirns, ebenso die Frage der Projektionsweise noch zu untersuchen. Nachdem bereits Lo Monaco Sehstörungen bei Läsionen an der Medialfläche des Occipitalhirns erhalten, haben mir eigene Erfahrungen zunächst die Möglichkeit erwiesen, durch Unterschneidung oder Exstirpation der Umgebung des *Sulc. recurrens sup.* Störungen des Sehvermögens und der optischen Reflexe sowie absteigende Degeneration in der motorischen oder sekundären Sehstrahlung nach den optischen Ganglien zu erhalten, von denen aus hinwiederum beim neugeborenen Hunde die primäre Sehstrahlung sich nach dem oben bezeichneten Rindengebiete verfolgen läßt.

Beim Affen bezeichnete H. Munk die laterale Hälfte des Hinterhauptslappens als der lateralen gleichseitigen Netzhauthälfte zugeordnet, die mediale der medialen gegenseitigen Retinahälfte; die *Fovea centralis* sei relativ ausgedehnt im hinteren Teile der Konvexität vertreten. Schäfer u. S. Brown fanden bei Verschontbleiben eines Teiles der unteren Fläche des Occipitallappens die unteren Netzhauthälften noch funktionsfähig, bei unvollständiger Verletzung der medialen Fläche beiderseits einen Defekt des zentralen Sehens.

Die eben genannten Autoren verwerteten auch die früher mitgeteilten Augenbewegungseffekte bei elektrischer Reizung des Occipitalhirns dazu, die Spezial-lokalisation innerhalb der Sehsphäre zu erschließen. Sie betrachten gleich Ferrier jene Bewegungen als Reaktionen auf Gesichtsempfindungen, welche infolge der Reizung zustande kämen. Aus der nach der Gegenseite gerichteten Augenwendung, welche nach einem kontralateral lokalisierten Objekte zielt, schließen sie auf eine Verbindung der Sehsphäre mit den beiden gleichnamigen Netzhauthälften; aus der bei Reizung der Dorsalregion eintretenden Senkung, welche nach einem unten lokalisierten Eindruck zielt, auf Zugehörigkeit zu den oberen Netzhautquadranten; aus der Hebung bei Reizung der Basalregion auf Verknüpfung mit den unteren Netzhautquadranten.

Nach Analogie zum Menschen sowie nach dem Befunde eines Reizfocus für Augenbewegungen vorn in der *Fiss. calcarina* (Schäfer am *Macacus*), auf Grund der Beschränkung der Erregbarkeit der Konvexität auf den

äußersten Pol (Sherrington an Anthropoiden), endlich nach dem Fehlen von Sehstörungen bei oberflächlicher Läsion der Konvexität (Hédon) ist auch für den Affen eine Reduktion der Sehsphäre auf die mediale Fläche des Occipitallappens, speziell auf die Lippen der *Fiss. calcarina* sehr wahrscheinlich. Die Senkung der Augen bei Reizung der oberen Lippe dürfte ein Hinweis sein auf deren Beziehung zu den oberen Netzhautquadranten, andererseits die Hebung ein Anzeichen dafür, daß in der unteren Lippe die unteren Retinasektoren vertreten sind[1]). (Ganz Analoges gilt für den Menschen, siehe unten.)

Scheidet die Parietooccipitalrinde der Konvexität aus der Sehsphäre aus, wie dies für den Affen sehr wahrscheinlich, für den Hund recht wohl möglich ist, so entsteht die Frage, ob etwa jene Hirnpartie — gleichwie die Polregion des Stirnhirns nach Hitzig — überhaupt nicht in direkter, primärer Beziehung zur Motilität oder Sinnesfunktion steht. Beide Regionen würden dann Binnenfelder oder sogenannte Assoziationszentren nach Flechsig (siehe unten) darstellen (vgl. oben Heger u. Demoor). Die Entscheidung über diese Alternative und die Feststellung der Funktion jener Rindenpartien bleibt der Zukunft vorbehalten.

2. Hörsphäre.

Die erste, mehr mutmaßende Angabe über die Lokalisation der Hörsphäre, und zwar beim Affen, stammt von Ferrier (1875), welcher den hinteren Teil der ersten Schläfenwindung als Hörzentrum bezeichnete. Einseitige Zerstörung bedinge Gehörverlust auf dem Ohre der Gegenseite, beiderseitige Exstirpation völlige Taubheit. Zu demselben Resultate führten Ferriers spätere Versuche mit Yeo (1883, 1884, 1889 — Taubheit nach Zerstörung der Temporosphenoidalwindung beiderseits). Nachdem dann Schäfer, Horsley, S. Brown nach Exstirpation des größten Teiles eines Schläfenlappens bzw. nach beiderseitiger Zerstörung des *Gyr. temporalis sup.* keinerlei Hörstörungen nachweisen konnten, überzeugte sich auch Ferrier in neuen Versuchen von dem gleichen Verhalten. Die freie Konvexität des *Gyr. temp. sup.* und des Temporallappens überhaupt gehört demnach beim Affen augenscheinlich nicht zur Hörsphäre: dieselbe ist vielmehr in Analogie zum Menschen (nach Flechsigs Fund) wohl in der temporalen Querwindung der Insel zu suchen, einschließlich des Abhanges der ersten Schläfenwindung nach der Insel.

Für den Hund wurde seitens H. Munk (G. M. **1**, 10; **2**, 17; **3**, 30 bis 31; **8**) die basale Hälfte der zweiten und dritten Urwindung als Hörsphäre angegeben[2]). Beiderseitige Exstirpation ihrer zentralen Partie bzw. der

[1]) Die Beobachtung Bernheimers (Arch. f. Ophth. **57**, 363, 1903/04), daß nach tiefreichender Exstirpation des *Gyr. angularis* (am *Hamadryas*) eine vorübergehende Lähmung der intendierten Blickbewegungen nach der Gegenseite sowie eine absteigende Degeneration bis zu den Augenmuskelkernen eintritt, ist wohl zu beziehen auf Mitverletzung der Wernickeschen Markleiste bzw. der motorischen Sehstrahlung, welche unterhalb des *Gyr. angularis* verläuft. Ferrier u. Turner (1897) erhielten bei oberflächlicher Läsion der genannten Rindenstelle keine absteigende Degeneration. — [2]) Genauer gesagt, rechnet Munk dazu „die Rinde des Schläfenlappens unterhalb der Sehsphäre und oberhalb des *Gyr. hippocampi*, mit Ausnahme allein der obersten Partie des Lappens, des an die *Fiss. Sylvii* grenzenden

Umgebung des basalen Endes vom *Sulcus suprasylvius post.* mache eine in vier bis fünf Wochen vorübergehende Seelentaubheit, d. h. Verlust der Gehörserinnerungsbilder, die nach der Operation wieder erworben werden. In diesem Zustande spitzt nach H. Munk das Tier die Ohren zwar bei Geräusch, reagiert aber nicht mehr auf die gewohnten Kommandolaute. Larionow und Bechterew vermochten dies nicht zu bestätigen. Unmittelbar nach jener Operation besteht völlige Taubheit, die aber rasch schwindet; hingegen ist nach totaler Exstirpation beider Hörsphären der Verlust des Gehörs ein dauernder (H. Munk, auf Grund von Exstirpation beider Temporallappen bestätigt von Bechterew, 1887, 1899[1]). Auch gibt der Hund, gleichgültig ob jung oder alt, spontan keinen Laut mehr von sich — im Gegensatz zum Menschen mit spät erworbener Taubheit; nur Mißhandlung bringt das Tier zum Schreien und Winseln.

Die Schläfenpartie der einen Hemisphäre steht nach H. Munk ausschließlich, nach Luciani, Tamburini (1879) u. Seppilli, ebenso Tonnini (1886) nur vorzugsweise mit dem Ohre der Gegenseite in Verbindung; Exstirpation derselben und Zerstörung des inneren Ohres derselben Seite zieht nach H. Munk völlige Taubheit nach sich, während die genannten italienischen Forscher nach einseitiger Läsion nicht ganz vollständige Taubheit auf der Gegenseite und zugleich geringe Beeinträchtigung auf derselben Seite konstatierten. Die Beobachtung, daß Hunde nach unvollständigen Exstirpationen sich ungleich verhalten, die einen auf Pfiff, die anderen auf diesen oder jenen Zuruf reagierten, in normaler Weise oder aber nur kurz und hoch bellten, weist auf eine Ungleichwertigkeit der einzelnen Hirnpartien, also auf eine feinere Aufgliederung der Hörsphäre hin. Die hintere Partie dient nach H. Munk der Wahrnehmung tiefer Töne (daher auch keine Veränderung im Bellen!), die vordere in der Nähe der *Fiss. Sylvii* der Wahrnehmung hoher Töne; das gewöhnliche und alltägliche Hören des Hundes erscheine hauptsächlich an die untere Hälfte der Hörsphäre geknüpft.

Larionow führte diese Versuche an vorher geprüften Rassehunden weiter und kam — auf Grund der Prüfung mit Stimmgabeln von sechs Oktaven Umfang — zu dem Ergebnis, daß im *Gyr. suprasylv. post.* die Tonempfindungen für A^1 bis e (55 bis 165 Schwingungen), im *Gyr. ectosylv. post.* für g^1 bis h^2 (269 bis 495), im *Gyr. sylv. post.* für c^2 bis c^3 (528 bis 1056) lokalisiert sind. Nach Exstirpation auch nur einer Windung besteht anfangs völlige Ton- und Geräuschtaubheit des kontralateralen Ohres und unvollständige des gleichnamigen Ohres (jedoch Reaktion auf Kommandolaute erhalten!). Es blieb dann nur partieller Tonausfall, und zwar völlig oder fast völlig auf der Gegenseite, bloß geringe Abschwächung auf derselben Seite; schließlich verfielen die Tiere allerdings fast kompletter Taubheit.

Stückes der vierten äußeren Windung" (8, 113) — die letztere Partie, der *Gyr. sylviacus post.*, wird von Munk als Ohrregion oder Fühlsphäre der kontralateralen Ohrmuschel betrachtet (s. oben, vgl. Fig. 11 u. 12).

[1]) Luciani und Seppilli (1886) behaupten ein Vorübergehen der Rindentaubheit und Zurückbleiben von bloßer Seelentaubheit auch nach Exstirpation beider Temporallappen. Luciani (Brain 7, 195, 1884) rechnet daher nicht bloß den ganzen Schläfenlappen, sondern auch den *Gyr. ectosylv. med.* und das Ammonshorn zur Hörsphäre. Nach Läsion der genannten Rindengebiete fehlen hingegen völlig Störungen der Motilität und der Hautsensibilität (Tonnini).

3. Riech- und Schmecksphäre.

Nach Läsionsversuchen am Affen vermutete Ferrier (1875; Functions, Übers., S. 200; 1884) das Geruchszentrum im *Uncus* bzw. *Subiculum cornu Ammonis* und das Geschmackszentrum gleich angrenzend in der basalen Partie des Schläfenlappens; der *Gyr. hippocampi* und das Ammonshorn sollten das Zentrum der Hautsensibilität darstellen. Ähnliches gelte wohl vom Hunde, bei welchem die Reizung des *Gyr. uncinatus* Schnüffelbewegung ergeben hatte (Ferrier, Spencer). — Doch vermißten Schäfer u. Brown am Affen eine Störung von Geruch und Geschmack nach Exstirpation beider Temporallappen; Ferrier erhielt selbst in einem späteren Versuche nur eine vorübergehende Störung.

Schon die anatomische Beziehung zum *Tractus olfactorius* sowie der vergleichend-anatomische Parallelismus [1]) weisen auf den *Gyr. hippocampi* als Riechsphäre hin. H. Munk (G. M. 7, 108 bis 111) stützte diese Vermutung durch einen interessanten Nebenbefund an einem Hunde, welcher nach unvollständiger Exstirpation beider Sehsphären fast blind war. Derselbe vermochte nahe vor die Nase gebrachte Fleischstücke nicht durch Schnüffeln aufzufinden; bei der Sektion erwiesen sich beide *Gyri hippocampi* durch Cysten zerstört. Probst konstatierte eine dauernde, schwere Schädigung des Geruchssinnes nach experimenteller Zerstörung des Olfaktoriusfeldes. Das Geschmackszentrum vermutet H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1892) in der Nachbarschaft des *Gyr. hippocampi.* — Luciani und Seppilli (1884, 1886) sowie Fasola, der allerdings dem Ammonshorn noch Beziehungen zu Gesicht und Gehör zuschreibt, stimmen auf Grund ihrer Läsionsversuche an Hunden der Lokalisation der Riechsphäre in den *Gyr. hippocampi* bei (inkl. Ammonshorn und Randwindung). Das Geschmackszentrum dürfte nahe dabei innerhalb der Hirnbasis (etwa in der vierten äußeren Schläfenwindung und im hinteren Teile des *Gyr. hippocampi*) gelegen sein. Die Lokalisation der Schmecksphäre in den aufsteigenden Teil des *Gyr. hippocampi* bzw. in die Umgebung des *Splenium corp. callosi* bestätigte Lo Monaco. — Gorschkow endlich beobachtete Anosmie beim Hunde nach Zerstörung der beiden *Lobi pyriformes.*

Der *Gyr. hippocampi* wurde von Bechterew, das Ammonshorn von Ossipow als nicht zur Schmecksphäre gehörig bezeichnet; das letztere habe auch keine Beziehungen zum Geruch oder zu sonstigen Sinnesfunktionen. Ossipow, ebenso Schipow (vgl. Bechterew, 1900) vermochten nämlich das Ammonshorn einseitig oder beiderseits zu entfernen, ohne daß sensorische oder sensible Ausfallserscheinungen nachweisbar waren.

Im Gegensatz zu den Vermutungen einer Lokalisation der Schmecksphäre in der Nähe der Riechsphäre lassen Bechterew (1900, S. 145) und seine Schüler Gorschkow, Larionow und Trapeznikow das Geschmack-

[1]) Auf Grund solcher Studien rechnet Zuckerkandl (Über das Riechzentrum, Stuttgart 1887) die um den Balken verlaufende Bogenwindung *(Gyr. corporis callosi)*, die unter dem *Splenium* gelegene zapfenförmige Balkenwindung, ferner die *Fimbria*, den *Fornix*, endlich den *Uncus* und den *Gyr. hippocampi* mit dem Ammonshorn zur Riech-Schmecksphäre. Den Mandelkern findet Zuckerkandl ebenso wie Meynert ohne Verbindung mit dem *Uncus* und *Gyr. hippocampi.*

zentrum mit der Region für Mund- und Kieferbewegung zusammenfallen. In Analogie dazu vermuten sie für die Primaten das Zentrum des Geschmackssinnes im Operculum. (Bereits vorher hatte Schtscherbak am Kaninchen, Tonnini am Hunde Ageusis nach relativ ausgedehnter Verletzung der Kieferbewegungsregion angegeben.) Im Detail wird der bittere Geschmack in den unteren, der salzige in den mittleren Abschnitt des *Gyr. sylv. ant.* verlegt, der saure in den unteren, der süße in den oberen Abschnitt des *Gyr. ectosylv. ant.*

Alt u. Biedl (cort. Hörzentrum), Monatsschr. f. Ohrenheilk. **33**, 381, 1899. — Bechterew, Russ. Arch. f. Psychiat. **2**, 36, 1887; Arch. f. Physiol. 1899, Suppl., S. 391. — Bernheimer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1900, S. 299. — Derselbe, Klin. Monatsbl. f. Aug. 1900: Handb. d. Augenheilkunde von Saemisch, 2. Aufl., **1** (2). — Bochefontaine u. Viel, Compt. rend. **85**, 1237, 1877. — Brown u. Thompson, Res. Loomis Lab., New York **1**, 13, 1890. — Cerelitzky, D. J., Petersburg 1890. — Corin u. van Beneden, Arch. de phys. 1885, p. 267. — Crispotti, Verh. d. Kongr. f. inn. Med. 1900, S. 605. — Exner, Z. f. Psychol. u. Phys. d. S. O. **36**, 194, 1904. — Fasola, Riv. sperim. 1895, p. 434. — Ferrier, Philos. Trans. **185**, 165, 1894. — Derselbe, Brain **7**, 145, 1884; On cerebral localisation London 1890, D. Übers. von Weiß. Wien 1892. — Ferrier u. Yeo, Brain **3**, 419, 466, 1880. — Dieselben, Proc. Roy. Soc. 1883, p. 222; Philos. Trans. **175** (1884); Brain **11**, 14, 1889. — Panizza, Giorn. Ist. R. Lombardo **7**, 242, 1855; Memor. **5**, 380, 1856. — Goltz, Pflügers Arch. **13**, 1, 14, 412, 1876. — Derselbe, 6. Abh., ebenda **42**, 419, 1888. — Gorschkow, Über d. Lok. d. Geruchs- und Geschmackszentren. D. J., Petersburg 1901; Russ. Arch. f. Psychiat. 1900. — Hédon, Nouv. Montpellier méd. 1900. — Hitzig, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, Nr. 35; G. A. **1**, 217 bis 218, 1876; Stand d. Frage über die Lok. Volk. klin. Vortr. 1877; G. A. **2**, 278 bis 322. — Imamura, Pflügers Arch. **100**, 495, 1903. — Lannegrace, Arch. de méd. exp. **1**, Nr. 1, 2, 1889; Compt. rend. soc. biol. 1888, p. 708. — Larionow, Über die Rindenzentren des Gehörs, D. J., Petersburg 1898. — Derselbe, Pflügers Arch. **76**, 608, 1899. — J. Loeb, ebenda **34**, 26, 160, 1884. — Luciani, Brain **26**, 145, 1884. — Luciani u. Tamburini, Riv. sperim. 1879; Rendicont. Ist. Lombardo. Ser. II, **12**, 1879. — Mauthner, Wien. med. Wochenschr. 1880, Nr. 26 bis 28. — Mazza, Ann. di Ottalmol. **20**, 45, 1891. — Moeli, Arch. f. pathol. Anat. **76**, 475, 1879. — Lo Monaco, Riv. sperim. 1901. — Monakow, Arch. f. Psychiat. **20** (2); Ergebn. d. Physiol. **1** (2), 655 bis 660. — Nicati, Arch. de phys. 1878, p. 674. — Ossipow, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl., S. 1. — Richet, Rev. philos. 1890, p. 554. — Derselbe, Compt. rend. soc. biol. 1892, p. 147, 237. — Schäfer u. Horsley, Brain **10**, 362, 1888; Philos. Trans. **179** B, 303, 1889. — Schäfer u. Brown, Brain **11**, 159, 1889. — Schipow u. Bechterew, Arch. f. Physiol. 1900, Suppl., S. 147. — Schtscherbak, Zentralbl. f. Physiol. 1891, S. 289; Russ. Arch. f. Psychiat. 1891; Neurol. Zentralbl. 1893, S. 261. — Trapeznikoff, Über die zentrale Innervation des Schluckens (bzw. Geschmackszentrum), D. J., Petersburg 1897. — Tonnini u. Luciani, Riv. sperim. **22**, 480, 749, 1896. — Vitzou, Compt. rend. 1888, p. 279, 531. — Derselbe, Arch. de physiol. **5**, 688, 1893. — Derselbe, Physiol. Kongr. zu Lüttich 1892.

C. Restitutions- und Kompensationserscheinungen.

Was unseren Vorstellungen über die funktionelle Gliederung der Großhirnrinde besondere Schwierigkeiten bereitet, ist die Tatsache, daß die Ausfallserscheinungen nach umschriebenen Verletzungen in der Regel, nach relativ ausgedehnten nicht selten in einiger Zeit abnehmen und schließlich nicht mehr nachweisbar sind. Allerdings ist dieses gradweise Zurückgehen beim Hunde besonders ausgesprochen, für den Affen gilt [1]) es in geringerem Maße.

[1]) Immerhin kann auch beim niederen Affen eine eng umschriebene Unterschneidung motorischer Zentren symptomlos bleiben, obwohl eine sekundäre

Mit dem Aufsteigen in der Tierreihe nimmt die Intensität und Dauer der Ausfallserscheinungen zu (Fr. Franck, 1887).

Das obige Verhalten, welches übrigens Hitzig (G. A. 1, 58 ff., 394 ff.; Arch. f. Psychiat. 3) schon zu Anfang seiner Versuche auffiel, ließ viele Forscher geradezu daran zweifeln, daß die Läsionsergebnisse für eine Lokalisation in der Hirnrinde beweisend seien. Wir finden dieses kritische Bedenken speziell von Nothnagel und L. Hermann erhoben; ja Goltz näherte sich (1879), zumal solange seine ausgedehnten Hirnläsionen immer dieselben Störungen, unabhängig vom Orte des Eingriffes, zu ergeben schienen, zunächst gar sehr der Flourensschen Auffassung von der Gleichwertigkeit und völligen wechselseitigen Vertretbarkeit der Hirnteile.

Demgegenüber ist zunächst daran zu erinnern, daß (nach Ablauf der postoperativen Depression) innerhalb der ersten Tage, in der sog. ersten Versuchsperiode nach Bouillaud, die Ausfallserscheinungen nicht selten übertrieben erscheinen. Sind doch die unberührt gelassenen Hirnpartien, zumal jene in der Nachbarschaft der Läsion, zu Anfang zweifellos mitgeschädigt, speziell durch Zirkulationsstörung oder gar durch Infektion[1]). Allerdings sei damit nicht gesagt, daß sich primäre Ausfallserscheinungen nicht auch schon an frisch operierten Tieren feststellen lassen (vgl. Hitzig, G. A. 1, 75).

Der zeitliche Verlauf der motorischen und der sensiblen-sensorischen Läsionseffekte ist speziell von Hitzig an den Extremitäten, dann bezüglich der optischen Reflexe und des Nasen-Lidreflexes sowie der Sehstörungen nach sigmoidalen oder parieto-occipitalen Eingriffen systematisch studiert worden. Auch H. Munk hat zahlreiche Daten beigebracht bezüglich des Verhaltens der sog. Seelenlähmung, bzw. Seelenblindheit und Seelentaubheit, und der Rindenlähmung nach lokalen Verletzungen. — Die einzelnen Komponenten einer Störung nach Rindenläsion zeigen nicht selten einen ungleichmäßigen zeitlichen Ablauf. Gerade dadurch wird eine genauere Analyse des Zustandes ermöglicht; so läßt sich nach Hitzig die relative Selbständigkeit der optischen Reflexe gegenüber den Sehstörungen demonstrieren, desgleichen die Unabhängigkeit der Sensibilität des Bewegungsapparates und der Hautsensibilität.

Beim Schwinden der Ausfallserscheinungen handelt es sich entweder um einen eigentlichen Ersatz, ein gleichartiges Funktionieren wie früher, oder um eine bloße Verdeckung durch eine Funktion anderer Art. Man kann, wenn auch nicht immer streng, „Restitution“ und „Kompensation“ unterscheiden. Auch durch Kompensation kann, vor allem bei oberflächlicher Betrachtung, geradezu ein normales Verhalten vorgetäuscht werden. Die Bewegungen jung erblindeter Katzen im gewohnten Zimmer, das Verhalten von labyrinthlosen Tauben gegenüber Luftschwingungen[2]), die Erfolge der Übungstherapie

---

Degeneration von Pyramidenfasern eintritt (Schäfer, Journ. of Physiol. 26, 23, 1901). Selbst bei anthropoiden Affen schwindet die Intentionslähmung nach Abtragung des Rindenfeldes des Armes in wenigen Wochen (Grünbaum und Sherrington, Proc. Roy. Soc. 72, 152, 1903).

[1]) Vgl. Bouillaud, Journ. de Magendie 10, 39, 1830; Lussana und Lemoigne, Fis. dei centri nervosi, Padova 1871 und Arch. de physiol. 4, 420, 1877; Schiff, Lehrb. 1, 320; Nothnagel, Virchows Arch. 57, 186, 189, 1873; Speziell H. Munk, G. M. 5, 77, dem die vorstehenden Zitate entnommen sind. — [2]) Das scheinbare Hören derselben (J. R. Ewald) beruht bekanntlich darauf, daß die Vögel in ihren Federn abgestimmte Resonatoren zur Vermittelung taktiler Eindrücke besitzen.

an tabischen Menschen[1]) sind Beispiele dafür. Es findet dabei eine erhöhte, ja neuartige Auswertung anderer Sinneseindrücke statt, das Auge tritt sozusagen an die Stelle des Muskelsinnes, der Tastsinn der Haut an die Stelle des Ohres. Eine ähnliche, kompensatorisch verstärkte oder erst neugewonnene Einflußnahme seitens fremder bzw. „verwandter“ Zufuhrbahnen und damit eine neuartige Regulierung der Bewegungen leisten nach vollständiger Wegnahme der motorischen Region beiderseits nunmehr die Augen, der Vestibularapparat, sowie gewisse zentrale Fortsetzungen der Hinterwurzelsysteme[2]). Die nach jener Operation schließlich erreichte Kompensation wird nämlich gestört, wenn nachträglich die Augen abgeschlossen oder die Labyrinthe bzw. das Kleinhirn zerstört oder die hinteren Wurzeln durchschnitten werden. (Auch gelten die umgekehrten Beziehungen, desgleichen solche zwischen Opticus, Vestibularis oder Kleinhirn, Hinterwurzeln untereinander.) Die so ausgelösten Störungen übertreffen weitaus die Folgen, welche die betreffenden Operationen an einem bis dahin unversehrten Tiere nach sich ziehen. (J. R. Ewald[3]), A. Bickel und Jacob, Stefani, Henri u. Stodel.)

Die Restitution scheint sich in erster Linie zu vollziehen durch Eintreten der bei der Exstirpation stehengebliebenen Nachbarteile der Hirnrinde[4]), welche allerdings zunächst oft von einem Shock betroffen erscheinen (vgl. Hitzig, G. A. 1, 58; H. Munk, G. M. 5, 77; 15, 283). Die Randpartien gehören entweder dem eigentlichen und ursprünglichen Innervationsgebiete der geschädigten Muskeln an, und dieser Rest, auf welchen der Organismus nunmehr angewiesen ist, erfährt eine erhöhte Auswertung, bei welcher Übung und Aufmerksamkeit von entscheidendem Einflusse sind (H. Munk, 15, 283). Ein Beispiel hierfür bietet wohl die relativ rasche Wiederkehr des Tastsinnes nach umschriebener Verletzung des *Gyr. sigmoides* und die weit langsamere Wiederherstellung der Sensibilität des Bewegungsapparates und der Intentionsbewegungen (Hitzig, G. A. 1, 244; 2, 615). Der Fall erzwungener Auswertung des „Restes“ sei durch folgendes illustriert: Das durch einseitige Hirnläsion rindenamblyopisch gemachte Auge der Gegenseite wird wieder „sehend“,

---

[1]) Vgl. H. S. Frenkel, Die Behandlung der tabischen Ataxie. Leipzig 1900; Goldscheider, Anleitung zur Übungstherapie der Tabes. 2. Aufl. Berlin 1904. — [2]) Man vergleiche auch die kompensatorische Vergrößerung bestimmter Fasersysteme bei angeborenen Defekten, z. B. bei Kleinhirnmangel (Anton, Wien. klin. Wochenschr. 1903, Nr. 49). — [3]) Ewald beobachtete, daß nach doppelseitiger Labyrinthzerstörung und Schwinden der folgenden Lokomotionsstörungen eine nachträgliche Exstirpation der beiden motorischen Regionen (Abtragung der einen ist ohne auffallende Wirkung) beim Hunde (Berl. klin. Wochenschr. 1896, S. 929), nicht so bei der Taube (Pflügers Arch. 60, 492, 1895) die turbulentesten Störungen bewirkt, welche viel erheblicher sind als die Folgen der gleichen Operation am normalen Tier. Nebst dem dauernden Verluste der Einzelbewegungen fehlen anfangs auch die Gemeinschaftsbewegungen (Gehen, Springen, Stehen, selbst Liegen auf Brust und Bauch); dieselben werden nur durch Vermittelung der Augen wiedererlernt, also nicht bei Aufenthalt im Dunkelzimmer (vgl. auch Henri u. Stodel). — [4]) Diesen Modus des Vikariierens nehmen Monakow (Arch. f. Psychiat. 20, Heft 3 und Ergeb. d. Physiol. 1, 2, 655 bis 660, 1903) und Bernheimer (Klin. Monatsbl. f. Aug. 1900), speziell innerhalb der menschlichen Sehsphäre zugunsten der Macula an. Beck (6. Internat. Physiologenkongreß, Brüssel 1904) hat zugunsten einer solchen Annahme die Beobachtung angeführt, daß nach Exstirpation der Extremitätenregion bei Hund und Affe die nächste Umgebung noch elektromotorische Effekte auf Hautreizung der Extremitäten ergibt.

wenn nunmehr das andere Auge oder der andere Occipitallappen exstirpiert wird (Goltz am Hunde, Stefani u. a. an der Taube). In anderen Fällen handelt es sich um ein Eintreten „fremder“ Rindengebiete, welche eine neue, indirekte Innervation für die geschädigten Muskeln oder Bewegungsformen aufbringen. Den Ort dieser Neben- oder Seitenwirkung wird man am ehesten an den Stätten des Zusammenflusses verschiedener Innervationsbahnen, in den subcorticalen Ganglien suchen dürfen. Diesem Modus, Defekte auszugleichen, welcher eher als Kompensation seitens fremder Bewegungszentren zu bezeichnen ist, diesem anpassungsweisen Vikariieren der Hirnteile haben Flourens, Goltz, Carville und Duret, Gudden, Luciani und Seppilli eine übertriebene Bedeutung zugeschrieben. (Auch ist daran zu erinnern, daß schon normalerweise von entlegenen Rindenstellen aus Innervationswege zu denselben Muskeln leiten: so haben wir vier oculomotorische Zentren, davon drei für assoziierte Bewegungen der Bulbi, dann mehrere Zentren für Bewegungen des Kopfes, des Ohres kennen gelernt.) Als ein interessantes Beispiel sei genannt der scheinbare Ersatz der isolierten oder intendierten Bewegung nach vollständigem Verlust des Rindenfeldes der Extremitäten durch entsprechende Gemeinreflexe, z. B. Emporführen der geschädigten Extremität nach der Kopfwunde, und durch sekundäre oder Mitbewegungen (H. Munk, Berl. Sitzungsber. 1893, S. 759).

Hierbei beginnt jedoch im Gegensatze zu den echten Sonderbewegungen stets der proximale Teil der Extremität, nicht der distale, die Bewegung. So kann beim Affen der lädierte Arm die Greifbewegung des anderen, normalen mitmachen, indem die Kontraktion von oben beginnt. Ebenso verhält es sich, wenn der Hund mit der geschädigten Vorderpfote die Scharrbewegungen der anderen oder die Bewegungen zum Festhalten eines Knochens mitmacht (H. Munk) oder die Vorderpfoten abwechselnd vorschiebt (Goltz). Schließlich kann diese sekundäre Bewegung scheinbar allein auftreten, indem die Sonderbewegung auf der gesunden Seite durch fühlbare Anspannung der antagonistischen Muskeln gehemmt wird. So kommt nach H. Munk das gewissermaßen wiedererlernte und scheinbar „isolierte“ Reichen der Pfote, das „isolierte“ Scharren mit derselben oder das Erheben des Hinterbeines beim Harnlassen (Goltz) auf der geschädigten Seite zustande. — Von einer gewissen Ähnlichkeit ist der Erwerb einer neuen funktionellen Beziehung der Netzhäute bei Schielenden, einer anomalen Sehrichtungsgemeinschaft, welche als anpassungsweise gebildetes Surrogat doch grundverschieden ist von der latent fortbestehenden angeborenen Korrespondenz (A. Tschermak).

Die anscheinend so naheliegende Annahme einer Restitution oder Kompensation durch Übernahme der Funktion seitens der Nachbargebiete bedarf jedoch in jedem Einzelfalle der experimentellen Kritik. Für die Wiederherstellung der Handbewegungen nach Exstirpation der zugehörigen Rindenpartie konnten es Grünbaum und Sherrington am Schimpansen geradezu ausschließen, daß das benachbarte Ellbogen- und Schulterzentrum vikariierend eintrete. Weder führte Reizung desselben nunmehr zu Handbewegungen, noch veranlaßte Exstirpation eine neuerliche Lähmung der Hand neben jener des Ellbogens und der Schulter; auch Abtragung des Armzentrums auf der anderen Seite blieb ohne solche Wirkung, sie steigerte vielmehr die Verwertung der ursprünglich geschädigten Hand.

Als ein zweiter Modus der Restitution ist das Eintreten der korrespondierenden Rindenpartien der anderen Hemisphäre in Betracht zu ziehen (Hitzig, G. A. 1, 225; 2, 134; Goltz, 1887; Gallerani). Der rasche Aus-

gleich mancher Störungen anscheinend auf diesem Wege weist darauf hin, daß schon im normalen Leben für zahlreiche Organe eine doppelseitige Innervation anzunehmen ist, so daß bei Läsion der einen Seite die andere ihre Tätigkeit nur zu steigern braucht. Es sei nur auf das Verhalten der lateralen und fovealen Netzhautregion beim Hunde (Hitzig), desgleichen der Macularegion beim Menschen (Monakow) hingewiesen. Eine doppelseitige Innervation ist nach den Reizungs- und Lähmungseffekten in gewissem Grade auch für die Skelettmuskulatur anzunehmen. Speziell für den Menschen hat Broadbent diese Vorstellung vertreten. Vielleicht gilt dies sogar für die Sprachinnervation (Luys und Mabille, Kattwinkel, Polenoff, Struppler, Oppenheim), ferner für die Hautsensibilität (vgl. Brissaud; H. Munk, Berl. Sitzungsber. 1892, S. 67).

Andererseits bedarf auch die Annahme dieses Restitutionsmodus für die einzelnen Fälle noch sehr der experimentellen Prüfung. Dieselbe ist mitunter in überraschender Weise negativ ausgefallen. Bezüglich des Schwindens der hemianopischen Sehstörung, welche nach Occipitalläsion beim Hunde auftritt, zeigt sich nämlich, daß eine nachträgliche Läsion auf der anderen Seite häufig gar keinen Einfluß besitzt (Hitzig, G. A. 2, 594). Nachträgliche Durchtrennung des Balkens läßt nach Imamura allerdings die Sehstörung wieder hervortreten, ohne daß nunmehr eine Restitution möglich ist. — Ähnliches wie von Hitzig am Hunde wurde von Renzi, Lussana und Lemoigne, Moeli (1879), Stefani (1881, 1890), H. Munk (1883), Schrader (1888), Gallerani (1889) an Tauben beobachtet: nach Exstirpation der Hemisphäre oder des Occipitalhirns der einen Seite anfänglicher Verlust, dann langsames Wiedergewinnen des Sehens auf dem kontralateralen Auge, zumal bei Wegnahme des anderen — Fortbestehen der Reaktion auf Gesichtseindrücke nach Zerstörung der zweiten Hemisphäre. — Auch bezüglich der restituierten Beweglichkeit der Extremitäten haben Carville und Duret (1875) am Hunde keine neuerliche Störung nach Durchtrennung des Balkens gesehen, ebenso Grünbaum und Sherrington am Schimpansen nach Zerstörung des zweiten Armzentrums.

Ein dritter Weg zum Ausgleiche der Läsionserscheinungen wird durch die Vorstellung von einer subsidiären Automatie bezeichnet, welche die subcorticalen Ganglien, zumal bei den niederen Wirbeltieren, im teilweise oder völlig isolierten Zustande entfalten; bei Fortbestehen gewisser Verbindungen mit der Hirnrinde mögen sie durch diese noch gewisse allgemeine Anregungen zu der relativ selbständigen Tätigkeit empfangen (vgl. Kap. II, 3). Dieser Ausgleichmodus wurde von Luciani u. Tamburini (1878), ganz speziell von Tonnini, für die Motilitätsstörungen angenommen. Dieselbe Erklärung gaben Gallerani (1890) und Stefani dafür, daß, wie erwähnt, bei Tauben nach Occipitalläsion das kontralaterale Auge wieder sehend wird und die Reaktionsfähigkeit nach Exstirpation des anderen Occipitalhirns beibehält; dieselbe schwindet erst bei Zerstörung des *Lobus opticus*. Eine ähnliche, allerdings noch hypothetische Erklärung liegt nahe für jene Restitutionsfälle, in denen das Eintreten der Nachbarrinde oder der anderen Hemisphäre geradezu ausgeschlossen werden konnte. Jedenfalls wird der angedeutete Restitutionsmodus in Zukunft eingehend zu untersuchen sein. — Auch daran sei erinnert, daß bereits Goltz, ebenso H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1892,

S. 679; 1895, S. 595) die sekundäre Steigerung der infracorticalen Gemeinreflexe, z. B. Kratzreflex oder Taktschlagreflex, nach Rinden-, bzw. Großhirnabtragung — bei Verlust der sogenannten willkürlichen Bewegungen und der Rindenreflexbewegungen — auf sogenannte Isolierungsveränderungen des Hirnstammes und des Rückenmarks bezogen haben.

Die Leistung der Restitutions- und Kompensationseinrichtungen ist jedoch in vielen Fällen, zumal nach ausgedehnteren Rindenverlusten, keine vollkommene. Trotz weitgehender Maskierung lassen sich doch dauernde Ausfälle (Residualerscheinungen nach Tonnini) nachweisen. So ergibt sich, daß nach vollständiger Exstirpation des lateralen und hinteren Anteiles des *Gyr. sigmoides* die Störungen der Hautsensibilität meist ausgeglichen werden (mitunter aber auch fortdauern! Hitzig, G. A. **1**, 242), jene der Sensibilität des Bewegungsapparates jedoch fortbestehen, desgleichen der Verlust der primären isolierten Bewegungen (Goltz, Hitzig, G. A. **1**, 242 bis 244; **2**, 152, 615). Beim Aufhängen in der Schwebe zeigt sich die charakteristische Deviation der Extremitäten auch noch nach Monaten und Jahren (Hitzig, G. A. **2**, 16). H. Munk hat speziell betont, daß die Hemiopie nach vollständiger Abtragung des einen Occipitallappens beim Affen oder Hund eine dauernde ist (G. M. **15**, 284). Nach H. Munk (Berl. Sitzungsber. 1892, S. 679) ist auch der Verlust der mit Lokalzeichen ausgestatteten Berührungs- und Druckempfindungen nach totaler Zerstörung der Extremitätenregion ein vollständiger und dauernder (ebenso Luciani u. Seppilli für ausgedehnte Verletzungen), desgleichen die Beeinträchtigung der Schmerzempfindlichkeit (Bianchi, 1883, 1885; H. Munk, 1892); nur die der Lokalzeichen entbehrende Gemeinempfindlichkeit nehme nach anfänglicher Herabsetzung wieder zu. Ebenso fallen die Sonderbewegungen definitiv aus, die anfangs indirekt geschädigten Gemeinschaftsbewegungen bessern sich, behalten jedoch immerhin einen Rest von Ungeschicklichkeit (H. Munk, Berl. Sitzungsber. 1893, S. 759). — Andererseits kann man mitunter von einer bloßen Latenz des Defektes sprechen, von der aus er wieder manifest werden kann. So kehrt die nach einseitiger Occipitalläsion eingetretene, dann wieder verschwundene Hemianopsie nicht selten wieder, wenn nunmehr die gleiche Operation auf der anderen Seite vorgenommen wird, während der Eingriff selbst ohne direkte Folgen bleibt (Luciani u. Tamburini, Hitzig, Imamura). — Die spurlos geschwundene Ataxie nach Sigmoidesläsion beim Hunde tritt während des Alkoholrausches (D. Axenfeld) neuerlich auf. Ebenso kehrt die durch Kleinhirnläsion zunächst herbeigeführte, dann aber kompensierte Schielstellung wieder, wenn das Tier narkotisiert wird (R. Russell).

Zum Schluß ist noch die Frage einer funktionellen Restitution durch Regeneration der zerstörten Hirnpartie zu erwähnen. Für das Vorkommen einer solchen sprechen sich jedoch nur einzelne Autoren aus, andere bestreiten dasselbe auf das entschiedenste (so speziell Kahlden, Marinesco nach Versuchen an Frosch, Kaninchen, Meerschweinchen, Katze). C. von Voit hingegen hat Neubildung der Hemisphären mit Ventrikeln bei einer Taube, Vitzou Regeneration beider Occipitallappen bei einem jungen Hund und einem jungen Affen beobachtet, bei welchen das nach der Exstirpation verlorene Sehvermögen wiedergekehrt war. Nach Entfernung der regenerierten Partie, deren Struktur von jener der normalen Occipitalrinde verschieden war, trat

neuerliche Erblindung ein. — Kernteilung in Ganglienzellen nach Verletzung haben bei Tieren Coën, Mondino, Ceccherelli, Robinson, Popoff, Sanarelli, Falchi, Baquis, Lattani beschrieben — beim Menschen Demme, Jigges, Meynert, Lubinoff, Raymond [1]). Bei Neubildung von Ganglienzellen in größerer Zahl und in regelmäßiger Anordnung handelt es sich jedenfalls um verschwindende Ausnahmefälle.

D. Axenfeld, Verh. d. Naturforschervers., Kassel 1903. — Bianchi, Sulle compens. funzionali della corteccia cerebrale, Napoli 1883; Riv. sperim. **8**, 436, 1882 (Kompens. bei Kleinhirnläsionen). — Bickel, Münch. med. Wochenschr. 1903, S. 1528; Unters. über den Mechanismus der nerv. Bewegungsregulation, Stuttgart 1903. — Bickel u. Jacob, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1900, S. 763. — O. Foerster, Die Physiologie u. Pathologie der Coordination. Jena 1902. — Goltz, Pflügers Arch. **20**, 32, 1879. — Derselbe, Neur. Zentralbl. 1887, S. 309. — Derselbe, Pflügers Arch. **51**, 612, 1892. — Gallerani, Il Morgagni 1890, p. 124. — Grünbaum u. Sherrington, Proc. Roy. Soc. **72**, 152, 1903. — Henri u. Stodel, C. R. de la soc. de biol. **56**, 232, 1904. — Hitzig, Neur. Zentralbl. 1902, S. 434. — Kahlden, Zentralbl. f. Pathol. 1891, Nr. 18. — Luciani (funkt. und organ. Kompensation bei Kleinhirnläsionen), Das Kleinhirn. Übers. Leipzig 1893, bes. Kap. 3. — Marinesco, Compt. rend. soc. biol. 1894, p. 389. — Russell, Journ. of Physiol. **15**, 464 und **17**, 1, 1894. — Stefani, Arch. ital. de biol. 1890, p. 350. — Derselbe, ebenda 1903, p. 189. — Tonnini, Riv. sperim. 1899, p. 27. — A. Tschermak, Arch. f. Ophth. **47** (3), 508, 1889 und **55** (1), 1, 1902; Zentralbl. f. prakt. Aug. 1899, S. 214; 1900, S. 209; 1902, Novembr., Dezbr.; Über physiol. u. pathol. Anpassung des Auges, Leipzig 1900; Das Anpassungsproblem in der Physiol. d. Gegenwart, Arch. des scienc. biol. (Pawlow-Festschrift), St. Petersburg 1904. — Vitzou, Physiol. Kongr. zu Bern 1894; Compt. rend. 1895, p. 445; Arch. de physiol. 1895, p. 29. — C. v. Voit, Sitzungsber. d. bayer. Akad. **2**, 105, 1868.

Fünftes Kapitel.

Lokalisationsdaten der menschlichen Hirnpathologie.

Die Hirnläsionen beim Menschen, wie sie durch Verletzung, durch Zerreißung oder Verschluß von Blutgefäßen, durch Infektions- oder Invasionsherde oder durch Neubildungen erzeugt werden, sind in vielen Fällen nach der Fläche und nach der Tiefe zu ausgedehnt, als daß aus ihnen genaue Schlüsse auf Lage und Grenzen der einzelnen Rindenfelder abzuleiten wären [2]). Selbst scheinbar eng umschriebene Zerstörungen sind häufig durch eine Mehrzahl

---

[1]) Vgl. die Literaturübersicht bei Stroebe (Zentralbl. f. allg. Pathol. 1895, S. 849) und bei Vitzou. — [2]) Zusammenfassende Darstellungen haben geliefert Bechterew, Physiol. de la région motrice, Arch. slav. de biol. **3—4**, 1885—1886. Broca, Mém. sur le cerveau de l'homme et des primates, Paris 1888. Bruns, Die Geschwülste des Nervensystems, Berlin 1897. Charcot u. Pitres, Les centres corticaux moteurs, Paris 1895, und Arch. clin. de Bordeaux **3**, 389, 1895. Exner, Lokalisation der Funktionen der Großhirnrinde des Menschen, Wien 1881, und Hermanns Handbuch **2** (1879). Ferrier, On cerebral Localisation, London 1890 (Croon. lect.; deutsche Übersetzung von M. Weiß, 1892). Fr. Franck, Leçons sur les fonctions mot. du cerveau, Paris 1887. Henschen, Nord. med. Arch. **20**, Nr. 24, 1889; Klin. u. anat. Beitr. z. Pathol. des Gehirns, Upsala 1890 bis 1894. Luciani u. Seppilli, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde. D. Übers. von M. O. Fränkel. Leipzig 1886. C. K. Mills, Brain **12**, 233 u. 358, 1899, und Nervous System, Philadelphia und London 1898. Monakow, Gehirnpathologie, Nothnagels Sammlung **9** (1), 2. A. Wien 1904, und Ergebn. der Physiol., 1. Jahrg., 2. Hälfte, S. 534 bis 665, 1902. Nothnagel, Lehrbuch der topischen Diagnostik der Gehirnkrankheiten, Berlin 1879. Derselbe u. Naunyn, Referate für den Kongreß für inn. Med., Wiesbaden 1887.

der Herde, speziell durch verstreute kleine Blutungen und Erweichungen, kompliziert; des weiteren kommen alle die störenden Momente in Betracht, welche bezüglich des Tierexperiments angeführt wurden — speziell die keilförmige Ausbreitung von Blutungen und Erweichungen nach der Tiefe [1]). Es ist daher begreiflich, daß die aus klinischen Befunden abgeleiteten Schlüsse bezüglich der Rindenlokalisation nicht selten in höherem Maße differieren als die Daten der Tierexperimente. Immerhin hat das exakte Studium der Ausfallserscheinungen wie der hirnanatomischen Veränderungen in Fällen eng begrenzter Läsion bereits sehr wertvolle Aufschlüsse gezeitigt. Nach diesen Befunden bietet die motorische und sensorische Lokalisation beim Menschen eine weitgehende Analogie zu den experimentellen Ergebnissen am Affen, speziell an den Anthropoiden. Sowohl das Verhalten der willkürlichen, isolierten Bewegungen als jenes der Sinnesfunktionen ist am Menschen in weit vollkommenerer Weise, objektiv wie subjektiv, prüfbar. Eine Besonderheit bilden zudem die klinischen Erfahrungen über die Lokalisation gewisser höherer psychischer Leistungen, wie sie im Verständnis und Gedächtnis für Sinneseindrücke, im Sprechen, Lesen und Schreiben zum Ausdruck kommen. Die von Exner (1881) und Nothnagel (1887) klinisch vermutete, von Flechsig tektonisch erwiesene Sonderstellung der bezüglichen Rindenfelder — als Assoziations- oder Binnenfelder gegenüber den primär motorischen oder sensorischen Projektions- oder Stabkranzfeldern — wird erst weiter unten zu behandeln sein.

I. Teil. Lokalisation der motorischen und sensorischen Funktionen.

1. Zentralregion.

A. Vertretung der Skelettmuskulatur [2]).

Bezüglich der corticalen Vertretung für die willkürlichen, isolierten Bewegungen, deren Verlust beim Menschen das Krankheitsbild beherrscht, weisen die bei beschränkten Herden gewonnenen Erfahrungen übereinstimmend auf die Zentralregion, genauer gesagt auf die vordere Zentralwindung und ihre Fortsetzung in den *Lobulus paracentralis*, sowie auf den Fuß der ersten

---

Oppenheim, Die Geschwülste des Gehirns, Wien 1897, und Lehrb. d. Nervenkrankheiten, 4. Aufl., Berlin 1904. Sachs, Vortr. über Bau und Tätigkeit des Gehirns, Breslau 1893. Soury, Art Cerveau Dict. de phys. par Richet, T. II, 547—976. Paris 1897 und Le système nerveux central. Paris 1899. Vetter, D. Arch. f. klin. Med. **52**, 352, 1894. Wernicke, Lehrbuch der Gehirnkrankheiten, Kassel 1881.

[1]) Dieses Verhalten bezeichnet Flechsig (Ber. d. sächs. G. d. W. 1904, S. 192) bezüglich der Parietooccipitalregion und des Schläfenlappens — nicht so für die Zentralzone — geradezu als ein gesetzmäßiges, von dem nur sehr kleine Rindenherde (unter 1 cm^2) eine Ausnahme machen. Flechsig schildert auch eingehend das schleifenförmige Ausbiegen fremder Stabkranzbündel, speziell im Stirnpol und im Scheitelhirn (siehe unten). — [2]) Borgherini, Deutsches Arch. f. klin. Med. **45**, 571, 1889. Bruns, Berl. klin. Wochenschr. 1892, Nr. 7, und 1900, Nr. 25 bis 26. Darkschewitsch, Neur. Zentralbl. 1891, S. 622. Hoeniger, Münch. med. Wochenschr. 1901, Nr. 19. H. Jackson, Localisation of movements. Lancet 1873 und 1875; vgl. Hitzig, H. Jackson und die motorischen Rindenzentren, Berlin 1901. Kirchhoff, Arch. f. Psychiat. 1897, S. 888. Quincke, Deutsches Arch. f. klin. Med. **42**, 492, 1888. Sachs, Philad. News 1889, p. 223. Senator, Berl. klin. Wochenschr. 1892, Nr. 1. Steinert, Münch. Med. Wiss. 1904, S. 1224.

Stirnwindung hin. Während Charcot und Pitres (1895) beide Zentralwindungen und den hinteren Teil der Randwindung als motorisches Rindenfeld der Skelettmuskulatur erklärten, bezeichnete Fr. Franck bereits 1887 wesentlich die vordere Zentralwindung als motorisch; nur den obersten Teil der hinteren, ebenso den *Lobulus paracentralis* rechnete er noch mit zum Rindenfeld des Beines. Alleinige Zerstörung der vorderen Zentralwindung genügt zur Erzeugung vollständiger Hemiplegie. Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse ist die motorische Vertretung der Extremitäten und des Kopfes auf die vordere Zentralwindung und die *Fissura Rolandi* beschränkt, ohne auf die freie Konvexität des *Gyr. centralis post.* überzugreifen.

Für eine gesetzmäßige Aufeinanderfolge der Zentren daselbst (nämlich von oben nach unten: Bein, Arm, Gesicht) sprachen, wie erwähnt, bereits die Erregungseffekte bei corticaler Epilepsie (H. Jackson). Genaueres ergaben jedoch erst die klinischen Studien über isolierte Lähmungen, zu welchen die Ergebnisse künstlicher Reizung wertvolle Ergänzungen lieferten. Durch eine sehr große Anzahl von Einzelbeobachtungen [1]) wurde folgende Anordnung der Spezialzentren in der vorderen Zentralwindung, von oben nach unten gezählt, festgestellt: Oberes Drittel — Bewegung der Zehen, (nach vorn) Bewegung der großen Zehe, Sprunggelenk, Knie, Hüftgelenk [2]); mittleres Drittel — Nacken und Kopf (zentrales Kopfbewegungszentrum), Schulter, Ellbogen, Handgelenk, die drei letzten Finger, Zeigefinger sowie Daumen — für die obere Extremität sind demnach die Zentren umgekehrt angeordnet wie für die untere, die Zentren für die Muskeln der großen Gelenke liegen beisammen: unteres Drittel — Stirn- und Augenfacialis (für ein einseitig wirksames zentrales oculomotorisches Zentrum fehlen Läsionsdaten), zu unterst und zwar mehr hinten Mund und Zunge (Nervus VII, V motor., XII), mehr vorn Kehlkopf [3]). —

---

[1]) Aus der sehr reichen Spezialliteratur sei nur hervorgehoben die eingehende Studie über das Beinzentrum von Henschen (Nord. Med. Arch. **20**, 18, 1889); bezüglich des Handzentrums der Befund von Atrophie bei kongenitalem Fehlen der Hand auf der Gegenseite (Gowers, 1878; Bastian und Horsley, 1880) und die circumscripte Exstirpation wegen Epilepsie (W. W. Keen, Philad. med. News 1890, p. 381); bezüglich des Zentrums für den Mundfacialis und die Zungenhälfte der Gegenseite die ersten Fälle von Wernher (Virch. Arch. **56**, 289, 1872) u. Hitzig (Ges. Abhandl. **1**, 158, 1874); endlich Kaumuskellähmung bei Zerstörung im unteren Drittel der vorderen Zentralwindung linkerseits (daneben als Reizerscheinung Trigeminusneuralgien), beobachtet von Hirt (Berlin. klin. Wochenschr. 1887, Nr. 27). Grundlegend waren ferner die Beobachtungen von Hertzka (D. A. f. klin. Med. **14**, 429; **15**, 112), Bernhardt (Arch. f. Psychiat. **4**, 480, 698), Westphal (ebenda, S. 482), Samt (ebenda **5**, 201). — [2]) Diese Reihenfolge hatte bereits H. Jackson (vgl. Hitzig, 1901) erschlossen. Die von manchen Autoren vertretene Annahme einer umgekehrten Anordung hat sich als unzutreffend erwiesen. — [3]) Für die oben angegebene Lokalisation des Larynxzentrums zwischen Operculum und Brocascher Windung sind besonders eingetreten Déjerine (Compt. rend. soc. biol. 1891, p. 155 — Lähmung des kontralateralen Stimmbandes durch einen einseitigen Herd), ebenso Brissaud, Wallenberg, Roßbach, Eisenlohr, Meillon, meistens unter Annahme einer gekreuzten Innervation der Adductoren. Vgl. auch Masini, Sui centri motori cort. della laringe, Florenz 1887; D. Bryson Delavan, New York med. Journ. 1889; R. Lépine (Larynx- und Respirationszentren), Arch. de méd. exp. **3**, 284, 1891; Katzenstein, Arch. f. Laryng. 1900, S. 288. Hingegen bezweifeln Bechterew, Klemperer, Onodi (Arch. f. Laryng. **14**, Heft 1, 1903) die bisherigen Gründe für ein corticales Kehlkopfzentrum. Auf die Frage der einseitigen Sprachinnervation und der Sprachbahn wird später eingegangen.

Der Fuß der ersten Stirnwindung, vermutlich sogar die hinteren drei Viertel der frontalen Randwindung überhaupt (frontale Abteilung der Zentralzone nach Flechsig), stellen wahrscheinlich das Rindenfeld des Rumpfes dar. Bei Zerstörung dieser Partie ist die Erhaltung des Gleichgewichtes beeinträchtigt, es besteht Schwanken und Taumeln beim Stehen und Gehen (ähnlich wie bei Kleinhirnataxie), die Hals- und Rückenwirbelsäule erfährt oft eine deutliche Verkrümmung. (So auch bei progressiver Paralyse, welche oft ganz vorwiegend das Stirnhirn affiziert.) Die Beziehung dieser Symptome zur Rumpfmuskellähmung hat zuerst Bruns (1897) erkannt; Oppenheim, Hoeniger u. a. bestätigten jenes Lokalisationsdatum [1]).

Nach dem Verhalten bei einseitiger Rindenläsion ist für die motorischen Hirnnerven eine bilaterale Innervation zu erschließen. Dieselbe ist, wenigstens in der Regel, eine geradezu gleichmäßige für den motorischen Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius; bei den beiden letzteren gilt dies allerdings nur von der Mehrzahl ihrer Zweige, speziell von den Zweigen für die Stimmbänder (vgl. jedoch das seltene Vorkommnis einseitiger cerebraler Stimmbandlähmung nach Déjerine, s. oben) und für den Sternocleidomastoideus. Über die Augenmuskelnerven wird gesondert zu handeln sein. — Ungleichmäßige, und zwar auf der Gegenseite überwiegende bilaterale Innervation ergibt sich für den oberen Ast des Facialis, den Hypoglossus und die Nerven des *M. cucullaris* oder *trapezius*, dessen Clavicularportion gleichmäßig bilateral innerviert ist; ebenso für die Muskeln der Atmung und der Bauchpresse, sowie des Rumpfes überhaupt (Nothnagel, Wernicke). Wesentlich gekreuzt innerviert erweist sich dagegen der untere Facialis. (Über die Sprachinnervation s. später.) — Bezüglich der Extremitätenmuskulatur weist der Umstand, daß bei einseitiger Läsion auch auf der „gesunden“ Seite eine deutliche Kraftverminderung und Steigerung der Sehnenreflexe eintritt (Pitres und Dignat), darauf hin, daß schon in der Norm eine gewisse doppelseitige, wenn auch ganz vorwiegend gekreuzte Innervation besteht (Broadbent [2]). Durch einseitige corticale Herde wird das Bein (entsprechend der bilateralen Innervation, zumal bei Gemeinschafts- oder

[1]) H. Munk (G. M. **11**, 145—147, 1882; Berlin. Sitzungsber. 1901, S. 1149) vertritt auch für den Menschen die aus Versuchen an Affe und Hund abgeleitete Anschauung, daß nicht bloß der Fuß bzw. das zweite bis vierte Viertel der ersten Stirnwindung, sondern der gesamte Stirnlappen im engeren Sinne, speziell die Stirnpolgegend, die motorische und sensible Rumpfregion darstelle. Für das Tiergehirn wurde diese Auffassung bereits oben abgelehnt, für das menschliche Gehirn liefern die Myelogenese, speziell die Stabkranzlosigkeit des Stirnpoles und des größten Teiles der zweiten und dritten Stirnwindung, und die Rindenhistologie den Gegenbeweis (Flechsig, s. unten). Über die bei Stirnhirnerkrankungen beobachteten geistigen Störungen berichtet das folgende Kapitel. — Inwieweit etwa die interessanten Reizergebnisse von Sherrington und Grünbaum an Anthropoiden (beschränkte Rumpfbewegungen vom medialen Rande der vorderen Zentralwindung und vom Fuß der ersten Stirnwindung; ausgedehnte Rumpfbewegungen von einer schmalen Zone im *Gyr. cent. ant.*, zwischen dem Bezirk der vorderen und der hinteren Extremität) das oben als wahrscheinlich bezeichnete Lokalisationsdatum für den Menschen modifizieren werden — etwa im Sinne einer Doppelinnervation des Rumpfes, ähnlich wie der Augen und des Kopfes —, ist heute noch nicht abzusehen. — [2]) Vgl. Exner (1881). Ausnahmen von obiger Regel, gleichseitige Hemiplegien, sind sehr selten. Brown-Séquard (Arch. de phys. 1877, p. 409, 655) beschrieb einen solchen Fall bezüglich der Motilität und Sensibilität des Rumpfes.

Prinzipalbewegungen) immer weniger betroffen als der Arm: am Bein leiden vorwiegend die Beuger bzw. die Verkürzer, am Arm die Strecker und Supinatoren [1]).

Die Lähmung ist auch beim Menschen nach corticaler Läsion keine absolute: es bleiben allerdings nur gewisse grobe Bewegungen der großen Gelenke, speziell sogenannte Gemeinschafts- oder Prinzipalbewegungen (Gehen, Stehen) nach anfänglicher Herabsetzung einigermaßen erhalten (vgl. einen exquisiten Fall bei Sachs). Sie sind sogar einer weiteren Ausbildung zu sogenannten sekundären Bewegungen (Mitbewegungen, Ersatzbewegungen — H. Munk, Senator) fähig, obzwar sie dauernd der feinen Regulierung und Ergänzung durch corticale Sonderbewegungen, speziell an den distalen Gliedern der Extremitäten, entbehren. Dieser Rest an Motilität wird aber in vielen Fällen durch das Eintreten sekundärer Kontrakturen, wie sie mitunter schon beim Affen beobachtet werden (H. Munk — vgl. oben), arg beeinträchtigt. — Erkrankungen der vorderen Zentralwindung führen hin und wieder, ehe noch eine erhebliche Lähmung besteht, zu frühzeitiger cerebraler Muskelatrophie, während vollständige Lähmungen oft lange ohne Atrophie bestehen können (Quincke, Borgherini, Darkschewitsch, Steinert). Quincke, ebenso Kirchhoff, hat aus diesem Verhalten, welches nicht als Inaktivitätsatrophie aufgefaßt werden kann, auf besondere trophische Zentren neben den motorischen geschlossen. Der gewöhnliche Fall ist allerdings spätes Hinzutreten von Atrophie zu vorgeschrittener spastischer Lähmung; die Atrophie wird teils als Folge der Inaktivität, teils als Folge der sekundären Degeneration der Pyramidenbahn und der Atrophie der Vorderhornzellen gedeutet.

B. Vertretung der Augenmuskeln [2]).

Die pathologischen Befunde am Menschen haben uns zwei Rindenregionen kennen gelehrt, bei deren Zerstörung wenigstens zeitweilig gleichmäßige Ablenkung beider Augen und ev. des Kopfes (*Déviation conjuguée*) nach der Seite des Herdes eintritt und mitunter zugleich die willkürliche Wendung nach der anderen Seite erschwert oder aufgehoben ist. Pathologische oder

[1]) Näheres bezüglich der Beteiligung der einzelnen Bewegungsformen bzw. Muskeln bei Wernicke (1881, und Berlin. klin. Wochenschr. 1889, S. 45) und Mann (Volkmanns klin. Vortr., N. F., Nr. 132, 1895; D. Zeitschr. f. Nervenheilk. **10**, 1, 1896; Monatsschr. f. Psych. **1**, Heft 5; **4** [1898]). — [2]) Blocq und Guinond, Arch. de med. expérim. 1891. Claparède, De la déviation conjuguée. Paris 1868. Desclaux, Des Nerfs oculomoteurs. Thèse. Paris 1903. Duval, Gaz. méd. de Paris 1879, p. 389. Gallopain, Ann. méd.-psychol. (6) II, 2, 177, 1879. Grasset, De la déviation conjuguée. Paris 1879; Montpellier méd. Juni 1879; Revue neur. 1897, p. 321; Leçons de clin. méd. 1898; Anat. clin. des centres nerveux, Diagnostic des maladies de l'encéphale 1901. Horsley Bunting, Lancet 1898, p. 479. Hunnius, Zur Symptomatologie der Brückenerkrankungen und über die konjugierte Deviation der Augen bei Hirnkrankheiten. Bonn 1881. Landouzy, De la déviation conjuguée. Paris 1876; Arch. gén. de méd. 1877, p. 145 (cerebrale Ptosis); Progrès méd. 1879. Millikin, Transact. americ. ophth. 1890. Monakow, Arch. f. Psych. 1898, S. 1. Prévost, De la déviation conjuguée. Paris 1868; Compt. rend. soc. biol. Vol. jubilaire 1899. J. Roux, Arch. de neurol. 1899, p. 177. Schapringer, New York. med. Monatsschr. 1889. C. Stark, Berliner klin. Wochenschr. 1874, S. 401. Wernicke, Arch. f. Psych. **20**, 243, 1888. Zimmermann, Ein Beitrag zur Lehre von den assoc. seitl. Augenmuskellähmungen. D. J. Straßburg 1896.

künstliche Reizung bedingt hingegen Wendung nach der Gegenseite. — Bei Läsion unterhalb der Brücke tritt jedoch Wendung nach der Gegenseite des Herdes ein (Foville), was auf Kreuzung der betreffenden Bahn in der Höhe des oberen Brückenrandes schließen läßt.

Bei dem genannten Läsionseffekt handelt es sich in erster Linie um Wegfall eines normalen Tonus und um consekutive Ablenkung der Augen nach der Seite der Antagonisten, seltener kommen wohl eigentliche corticale Blicklähmungen vor. Isolierte corticale Lähmung eines einzelnen Muskels ist fast nur bezüglich des *Levator palpebrae superioris* beschrieben worden (unter anderen von Horsley Bunting).

Eine solche kann zudem vorgetäuscht werden durch cerebrale Sympathicuslähmung (Nothnagel, 1876, 1877 — sympathische Ptosis nach Horner, 1869).

Die Lage des frontalen oder präzentralen Zentrums für konjugierte Bewegungen der Augen und des Kopfes [1]) ist als gesichert zu bezeichnen: vor dem in der vorderen Zentralwindung gelegenen Rindenfeld des Kopfes und Nackens, nämlich im hintersten Teile vom Fuß der zweiten Stirnwindung, und am Ende der zweiten Frontalfurche (vgl. dessen Reizung durch Bechterew).

Ein analoges Zentrum [2]) findet sich zweifellos in der hinteren Hirnhälfte. Ein solches verlegte Grasset auf Grund isolierter Lähmungsfälle für den kontralateralen *Levator palpebrae sup.* in die Nähe des *Gyr. angularis* (1876), für Wendung der Augen nach der Gegenseite in den *Gyr. parietalis inferior* (1879). Landouzy (1877) und Wernicke bezeichneten früher die untere Scheitelwindung als oculomotorisches Zentrum; der letztere Autor lokalisierte später dort das Rindenfeld für den Raumsinn der Haut und den sog. stereognostischen Sinn. Leichtenstern und Hunnius suchten die zugehörige Leitungsbahn zu konstruieren. — Andere Untersucher, so de Boyer (1879), Bernheimer, suchen das hintere Augenbewegungszentrum im *Gyr. angularis* — anknüpfend an Reizungs- und Lähmungsversuche bei Affen (Ferrier, von Schäfer widerlegt; Augenregion nach H. Munk).

Gegen diese Lokalisationen sprechen noch nicht ohne weiteres solche klinische Fälle, in denen man die genannten Rindenpartien zerstört fand, ohne daß Ausfallserscheinungen an den Lidern und Augen zu bemerken gewesen waren (Gallopain, Oppenheim, Flechsig u. a.). Wohl aber werden Gegengründe erbracht durch die Reizungsergebnisse Schäfers und Sherringtons an Affen, noch mehr durch die myelogenetischen Befunde Flechsigs am menschlichen Gehirn. Derselbe fand, wie vorausgreifend bemerkt sei, sowohl das untere Scheitelläppchen als den *Gyr. angularis* stabkranzlos, d. h. ohne direkte Verbindung mit der subcorticalen Region, hingegen konnte er aus der Sehsphäre bzw. aus den beiden Lippen der *Fissura calcarina* eine absteigende Leitung verfolgen: die sekundäre oder motorische Sehstrahlung. Da dieselbe medial von der primären oder sensorischen in nicht erheblicher Tiefe unter dem *Gyr. angularis* und dem *Gyr. parietalis inf.* dahinzieht, können daselbst befindliche Herde leicht jene Stabkranzbündel in Mitleidenschaft ziehen und Hemianopsie bzw. *Déviation conjuguée*

---

[1]) Centre sensitive moteur des yeux, nach J. Roux. — [2]) Centre sensoriomoteur des yeux, nach J. Roux.

bewirken. — Das hintere oculomotorische Zentrum ist nach dem Gesagten wohl als identisch mit der Sehsphäre zu betrachten, also nach der *Fiss. calcarina* und ihrer nächsten Umgebung zu verlegen.

Schon diese doppelte, frontale und occipitale[1]), Innervation der Augenmuskeln zu synergischer Bewegung — nach den Reizungsergebnissen nicht bloß Seitenwendung, sondern auch Hebung, Senkung, sowie Konvergenz — läßt es begreiflich erscheinen, daß umschriebene Zerstörungen der Hirnrinde nur selten Blicklähmungen im Gefolge haben. — Zudem ist es in Analogie zu den übrigen motorischen Hirnnerven, sowie auf Grund der Möglichkeit einer Restitution nach Blicklähmung sehr wahrscheinlich, daß die Augenmuskeln doppelseitig von der Hirnrinde aus innerviert werden (Wernicke).

Aus ähnlichen Gründen, wie sie eben für die Augenbewegungen angeführt wurden, fehlt es an sicheren klinischen Angaben über solche Ausfallserscheinungen, die zu beziehen wären auf jene motorischen Bahnen, welche aus den anderen Sinnessphären, der Hörsphäre und der Riech-Schmecksphäre, absteigen (Flechsig), gewissermaßen als Parallelleitungen neben den entsprechenden absteigenden Bahnen aus der vorderen Zentralwindung.

C. Vertretung der glatten Muskulatur.

In der Zentralregion ist nach Nothnagels Beobachtungen über Gefäßlähmung bei Hemiplegien auch der corticale Sympathicusursprung zu suchen[2]). So hat Ott ein Wärmeregulierungszentrum in der *Fissura centralis* angenommen, dessen Verletzung Temperatursteigerung bewirke[3]). Der Einfluß des Affekts, eventuell sogar der Willkür, auf die Weite der Pupille und der Lidspalte sowie auf die Lage des Bulbus in der Orbita, ferner die seltenen Fälle von Sympathicuslähmung bei Kapselherden weisen auf eine Rindenlokalisation des Halssympathicus hin: dieselbe ist wohl identisch mit den oculomotorischen Zentren, speziell mit dem präzentralen.

Bezüglich der corticalen Vertretung von Blase und Mastdarm wurde von Czyhlarz und Marburg[4]), ebenso von Friedmann ein Zentrum für willkürliche Blaseninnervation in der Zentralregion nach hinten vom Armzentrum erschlossen; wahrscheinlicher ist jedoch, in Analogie zum Affen (Sherrington, Fröhlich, Frankl-Hochwart), die Lage der anovesicalen Zentren am oberen Rande des *Gyr. centralis anterior* bzw. im vorderen Teile des *Lobulus paracentralis*. Bei einseitiger Hirnläsion sind nur ausnahmsweise Störungen der Blaseninnervation zu beobachten (Troje).

---

[1]) Dazu kommt wahrscheinlich, nach Reizversuchen an Tieren, noch eine assoziierte temporale Innervation von der Hörsphäre aus, vielleicht auch eine (wenigstens scheinbar) einseitige Innervation des kontralateralen Auges vom Orbicularisfelde in der vorderen Zentralwindung (Hitzig). — [2]) Nothnagel, Virch. Arch. **68**, 28, 1876; Mitt. d. med. Dokt.-Koll., Wien 1887. Ott, Brain 1884, p. 433; vgl. die Literatur über Temperatursteigerung bei Hirnläsionen des Menschen bei H. White, B. med. Journ. 1894, p. 1093; 1897, p. 1655. — [3]) Hier sei auch auf die Beobachtung Albertonis hingewiesen, daß Läsionen der Zentralregion nicht selten mit Blutung in das Hüftgelenk der Gegenseite kombiniert sind (vgl. oben bezüglich analoger Erscheinungen an Tieren). — [4]) J. B. f. Psychiat. Wien 1901; vgl. Rosenthal, Wien. med. Pr. 1888, S. 625; Frankl-Hochwart u. O. Zuckerkandl, Die nervösen Erkrankungen der Blase. Nothnagels Handbuch **19** (2), 1898; Friedmann, Münch. med. Wochenschr. 1903, S. 1591.

D. Vertretung der Sensibilität des Bewegungsapparates und der Haut[1]).

In vielen Fällen von corticaler oder subcorticaler Zerstörung in der Zentralregion bzw. in der Rolandoschen Abteilung erscheint ausschließlich die Motilität beeinträchtigt; wenigstens läßt sich zu jener Zeit, in welcher wieder eine exakte Untersuchung möglich ist, meistens keine Störung des sogenannten Muskelsinnes und der Sinnesqualitäten der Haut nachweisen. Speziell fanden Nothnagel (für den Arm), Ferrier, Brieger, Renvers (für das Bein) bei vollständiger Rindenlähmung nicht bloß die Hautsensibilität erhalten, sondern auch die Stellungsempfindungen intakt, wie das richtige Nachahmen passiv erzeugter Stellungen der gelähmten Extremität seitens der anderen, gesunden bewies.

Nur in einer Minderzahl von Fällen (nach Charcot und Pitres ein Drittel, nach Redlich ein Fünftel) findet sich das Gefühl für aktiv oder passiv erzeugte Lagen oder Bewegungen sowie für Kraft deutlich gestört. Mit dem sog. Muskelsinn erweist sich dann immer auch die Hautsensibilität, speziell der sog. stereognostische Sinn[2]), beeinträchtigt, doch gehen beide Störungen nicht notwendig einander parallel; gewöhnlich ist der Defekt des Muskelsinnes ausgebreiteter und hochgradiger. Selbst bei vollständiger halbseitiger Lähmung kann die Sensibilität weit weniger betroffen sein; auch kommen Kombinationen von rein motorischer Störung in der einen Körperregion mit rein sensibler in der anderen vor (Schäfer). Dieses Fehlen von Parallelismus zwischen der motorischen und der sensiblen Läsion bezüglich Flächenausmaß, Intensitätsgrad und Dauer ist besonders von Legroux u. de Brun, Charcot u. Pitres, Ferrier, C. K. Mills (auch für operative Hirnläsionen), Bonhöffer betont worden.

Andererseits ist das Vorkommen rein sensibler Defekte oder „Lähmungen" nach Hirnläsionen am Menschen mehrfach beschrieben worden (Tripier, Reymond), eventuell kombiniert mit trophischen Störungen — so speziell bei Läsionen des *Gyr. fornicatus* (Saville).

---

[1]) Bechterew, Arch. f. Physiol. 1900, S. 22. Bonhöffer, D. Z. f. N. H. K. **26**, 57, 1904. Brieger, Berl. klin. Wochenschr. 1887, S. 882. Bruns, Neur. Zentralbl. 1898, S. 856. Claparède, Journ. de physiol. 1899, p. 1001. Dana, New York Med. Record 1893, p. 578. Darkschewitsch, Neur. Zentralbl. 1890, S. 714. Déjerine, Anat. du système nerveux **2**, 239, Paris 1899. Dessoir (Temperaturempfindung), Arch. f. Physiol. 1893, S. 525. Ferrier, Brain **10**, 1, 1887. Derselbe, Cerebral Localis. 1890, p. 139—144. Flechsig, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904. Joffroy, Arch. de physiol. 1887, p. 168. A. Knapp, Münch. med. Wochenschr. 1904, S. 154. Legroux u. de Brun, L'encéphalon 1884 u. Brain **8**, 554, 1885. Monakow, Arch. f. Psychiat. 1898, S. 1. H. Munk, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1892, S. 67. Muratow (Muskelsinn), Neur. Zentralbl. 1898, S. 59. Nothnagel, Kongr. f. inn. Med. **6** (1887). Ransom, Brain **15**, 440, 1892. Redlich, Wien. klin. Wochenschr. 1893, Nr. 24 bis 30. Renvers, Berl. klin. Wochenschr. 1888, S. 306. Reymond, Bull. Soc. Anat. **6**, 3, 1892. Robson, Lancet 1887, p. 464. Saville, Brain **14**, 270, 1891 u. **15**, 448, 1892. Schäfer, Text-Book of physiol. **2**, 728. Spitzka (Tastsinn), Lancet 1895, p. 141. Starr (Muskelsinn), Amer. Journ. of med. Sc. 1894, p. 517. Tripier, Compt. rend. **90**, 131, 1880. Walton u. Paul, Brain **24**, 430, 1901. Wernicke, Arch. f. Psychiat. **20**, 243, 1888; Arb. a. d. psychiat. Klinik Breslau, Leipzig 1895 (2), S. 33. — [2]) Bonhöffer betont, daß die sog. Stereognosie der Hand bereits eine assoziative Leistung darstellt.

Es fehlt aber auch nicht an Beobachtungen über pathologische oder operative Hirnläsionen, in denen sich der Defekt an Beweglichkeit und jener an Muskelsinn und Hautsensibilität vollständig deckten. Dies hat speziell Joffroy für Zerstörung des *Lobulus paracentralis* (bezüglich des Beines) dargetan; analoge Fälle haben Déjerine u. Long, Negro u. Oliva, Robson beobachtet (völlige Lähmung der Extensoren und Supinatoren von Hand und Vorderarm, starke Herabsetzung der Sensibilität daselbst nach Verletzung der vorderen Zentralwindung). Namentlich wurde in Fällen von operativer Entfernung einer Rindenpartie wegen Jacksonscher Epilepsie eine sehr weitgehende Übereinstimmung von motorischem und sensiblem Defekt festgestellt. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß die operative Eröffnung des Schädels eine erhebliche Störung der Zirkulations- und Druckverhältnisse schafft, welche nicht bloß die Stelle des Eingriffes, sondern auch deren nähere und weitere Umgebung mehr oder weniger in Mitleidenschaft zieht. (Vgl. oben.) — So fand Horsley nach Exzision des Daumenzentrums in der vorderen Zentralwindung neben Lähmung auch Unfähigkeit, die Lage anzugeben, Anästhesie für schwache Tastreize und Unvermögen, stärkere Reize zu lokalisieren, Gefühl von Taubheit und Kälte. Zuvor hatte die pathologische Reizung die Empfindung von Stechen und Schmerz und von Bewegtsein im ruhenden Daumen hervorgebracht. (Ähnliches beobachteten bei künstlicher Rindenreizung Ransom u. Dana.) Auch Bechterew konstatierte nach operativer Rindenabtragung innerhalb der Area von Arm und Gesicht in der vorderen Zentralwindung sowohl Verlust der willkürlichen, isolierten Bewegungen als Abstumpfung des Muskelsinns, der Stereognosie, der Druck- und Tastempfindung zugleich mit Fehllokalisation stärkerer Reize.

Das wechselnde Ergebnis der klinischen Beobachtungen beweist unstreitig, daß die motorischen und die sensiblen Rindenfelder beim Menschen nicht einfach zusammenfallen (Bechterew), sondern zum Teile wenigstens örtlich getrennt sind. Eine große Anzahl von Autoren ist geradezu geneigt — nach Ferriers Vorgang — den Zentralwindungen jede Vertretung der Sensibilität abzusprechen und dieselbe in den Scheitellappen zu lokalisieren. Diese Annahme wurde speziell für den sog. Muskelsinn bzw. die Stereognosie vertreten von Nothnagel, Vetter, Grasset, Starr, Redlich, Lemos, Durante, Oppenheim, Sailer u. Williamson — am eingehendsten von Wernicke (Lokalisation des Tastsinnes. s. str. d. h. des Ortssinnes der Haut und des tactilen Wiedererkennens, des sog. stereognostischen Sinnes, in das untere Scheitelläppchen). Hingegen plaidierten Bastian[1]) und Monakow für Vertretung in den Zentralwindungen. Auch Flechsig betont nachdrücklich, daß Schädigung der Wahrnehmung für passive Bewegungen, ebenso Aufhebung des stereognostischen Sinnes der Hand und Beeinträchtigung des Ortssinnes (im Gegensatze zur Empfindung für schmerzhafte Reize und tiefen Druck) sich in der Regel, ja wohl ausnahmslos, bei Verletzungen findet, welche das mittlere Drittel der Zentralwindungen, besonders der hinteren, betreffen. — Die Hautsensibilität hatte bereits Nothnagel

---

[1]) Derselbe betrachtet die sog. motorische Region ganz wesentlich als Muskelsinnzentrum. Zweifellos haben die kinästhetischen Eindrücke einen leitenden Einfluß auf die willkürlichen Bewegungen (Brain **15**, 1, 1882) und bilden eine der Ursachen für dieselben (vgl. Hitzig, G. A. **1**, 61; **2**, 616).

(1887) in die Zentralwindungen verlegt. (Ferrier betrachtete sie gemeinsam mit dem Muskelsinn als in dem *Gyr. hippocampi* lokalisiert.)

Zu einer sicheren Umgrenzung der motorischen und sensiblen Zentralregion haben die klinischen Befunde allerdings nicht geführt. Doch ist zu betonen, daß sich aus ihnen sicher eine motorische Funktion der vorderen Zentralwindung, nicht aber der hinteren Zentralwindung, sowie des größten Teiles der zweiten und dritten Stirnwindung ableiten läßt (Fr. Franck, Flechsig 1904, S. 218).

Andererseits erweisen die Beobachtungen von Déjerine[1]) und Flechsig (S. 220, 1904), daß die Zone der allgemeinen Sensibilität nach rückwärts nicht über die hintere Zentralwindung hinausgeht. Reine Verletzungen des *Gyrus angularis, supramarginalis* oder der beiden *Gyri parietales* bedingen keine sensiblen Defekte, solche (speziell Astereognosie der Hand) finden sich nur bei Mitverletzung der hinteren Zentralwindung. Die pathologischen Befunde lassen sich sehr gut mit den myelogenetischen Resultaten Flechsigs (s. unten) vereinbaren, woraus etwa folgendes Bild resultiert (Wernicke, Walton u. Paul, Flechsig, Bonhöffer[2]). Die vordere Zentralwindung erweist sich im wesentlichen als motorisch, in der *Fissura Rolandi* ist ein gemischtes Bereich für Motilität und Sensibilität, speziell etwa für die Lage- und Bewegungsempfindungen der Glieder, den sog. Muskelsinn, gelegen; nach hinten, in der hinteren Zentralwindung, folgt ein rein sensibles Gebiet, speziell für Hautsensibilität und zwar für lokalisierte Eindrücke, für den Orts- oder Raumsinn der Haut und den sog. stereognostischen Sinn, wenigstens für seine Hautkomponente[3]). Für die Hautsensibilität überhaupt scheint aber noch ein weiteres nach innen und vorn gelegenes Gebiet in Betracht zu kommen, welches allerdings als gemischt, als sensomotorisch zu bezeichnen ist: wenigstens ist hier eine Sonderung von Motilität und Sensibilität nicht nachgewiesen. Die bezüglichen Rindengebiete sind — abgesehen vom *Lobus paracentralis*, welcher noch in eine vordere, wesentlich motorische und in eine hintere, wesentlich sensible Hälfte zu zerfallen scheint — die vordere, obere Hälfte des *Gyrus fornicatus* und die hinteren drei Viertel des *Gyrus frontalis superior.* Die sensible Partie der Zentralzone würde demnach die hintere Hälfte der Rolandoschen Abteilung und die frontale Abteilung der Zentralzone (Flechsig) einnehmen. In der erstgenannten Partie, also in den Wänden der *Fissura Rolandi* und in der hinteren Zentralwindung sind nach Flechsig nur bestimmte Komponenten der Sensibilität, speziell der sog. Muskelsinn, der Ortssinn der Haut und der sog. stereognostische Sinn vertreten, während für die allgemeine Druck- und Schmerzempfindlichkeit die anderen Rindenfelder in Betracht kommen. Flechsig (1904, S. 94) betont, daß die sensiblen Strahlungen der frontalen Abteilung der Zentral-

[1]) Déjerine betrachtet mit Unrecht die beiden Zentralwindungen, sowie die angrenzenden Teile der Stirn- und Scheitelwindungen als funktionell zusammengehörig, als „secteur moyen de l'hémisphère", Monakow bezeichnet dieselbe Region, den *Gyr. parietalis inferior* im wesentlichen ausgenommen, als Zone der motorischen Felder. — [2]) Vgl. auch Henry, Compt. rend. soc. biol. 1896, p. 794. — [3]) Bonhöffer bezeichnet die „Tastlähmung" im Sinne von Wernicke, d. h. die Störung des Lokalisationsvermögens und des tactilen Wiedererkennens bei im übrigen nur geringfügiger Störung der Sensibilität (speziell der Berührungs- und Schmerzempfindlichkeit) als charakteristisch für eine Rindenaffektion.

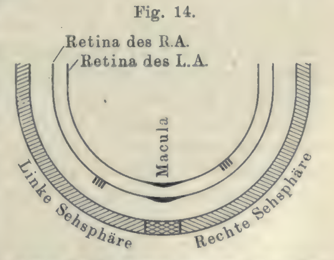
zone kaum erheblich weniger Fasern zählen als jene der Rolandoschen Abteilung. — Schließlich bleibe die Annahme von Brissaud nicht unerwähnt (vgl. auch H. Munk), daß für die Hautsensibilität eine doppelseitige Versorgung bestehe.

2. Sehsphäre.

Nach Ausweis der pathologischen Läsionen erscheint das Sehvermögen beim Menschen an den Occipitallappen, bzw. an bestimmte Teile desselben geknüpft. Bei Zerstörung beider Hinterhauptslappen oder auch nur der Cuneusregionen wurde vollständige Blindheit, sog. Rindenblindheit, festgestellt — dabei fehlt eine Lähmung der Augenmuskeln (Küstermann).

Die Beziehung jeder Hemisphäre zu den gleichnamigen Netzhauthälften oder gegenseitigen Gesichtsfeldhälften beim Menschen wurde zuerst von Baumgarten festgestellt und durch eine sehr große Zahl von Beobachtern bestätigt. (Auf diese gesetzmäßige Beziehung weist auch der hemiopische Charakter mancher Flimmerskotome hin.) — Die Trennungslinie zwischen der blinden und der sehenden Partie ist nicht immer gerade und weicht in der Regel der Fovea aus; diese bleibt, von Ausnahmefällen abgesehen, sehend (Monakow), worin Wilbrand, Gowers, Knies einen Hinweis auf ihre doppelseitige Vertretung sehen. Monakow, ähnlich Bernheimer, zieht daraus, daß bei pathologischer Läsion der Sehsphären die Macula relativ am wenigsten leidet (Fälle von alleinigem Erhaltenbleiben des zentralen Sehens bei Förster u. Sachs, Gaupp, O. Meyer, Laqueur u. M. B. Schmidt, Touche, Christiansen, Niessl-Mayendorff [1]), den Schluß, daß das Rindenfeld der Macula über die ganze Sehsphäre ausgedehnt sei [2]). Allerdings gibt es einzelne klinische Beobachtungen von einseitigen Gesichtsfelddefekten (kombiniert mit Anästhesie des Bulbus — Bechterew; ebenso Knies in Fällen von sogenannter funktioneller Amblyopie). Dieselben könnten darauf hinweisen, daß die korrespondierenden Netzhautstellen beider Augen an getrennten Rindenstellen vertreten sind.

Fig. 14.



Schema der Beziehung zwischen den beiden Retinae und der Sehsphäre jeder Hemisphäre (nach Schäfer).

Das nebenstehende Schema nach Schäfer veranschaulicht die Beziehung der beiden Retinae und Sehsphären (vgl. Fig. 14).

Schon sehr bald führte die genauere pathologisch-anatomische Untersuchung dazu, die Konvexität des Occipitallappens von der Sehsphäre mehr oder weniger auszunehmen. Bereits Séguin und Nothnagel (1887) beschränkten die Sehsphäre auf die Umgebung des Cuneus, bzw. auf den Cuneus und den *Gyr. occipitalis primus.* Monakow rechnete dazu den Cuneus, *Gyr. lingualis* und vermutungsweise noch die Außenfläche — andererseits Vialet u. Déjerine den oberen Teil des Cuneus und Teile des

---

[1]) Vgl. Soury, Dict. de physiol. 2, 898, 1897. — [2]) Harris (Brain 1897, p. 307) widerspricht dieser Annahme; das maculare Rindenzentrum habe nur eine geschütztere Blutversorgung.

Gyr. occipitotemporalis. — Hingegen vertrat Hun wohl zuerst eine sehr enge Begrenzung, nämlich auf die untere Hälfte des Cuneus und den angrenzenden Teil des *Gyr. occipitotemporalis medialis*, also auf die beiden Lippen der *Fissura calcarina*, deren obere die oberen, deren untere die unteren gleichnamigen Netzhautquadranten versorge. Andererseits vermißte Oppenheim bei Zerstörung des *Gyr. fusiformis* jede Beeinträchtigung des Sehens. Die eben angeführte Begrenzung der Sehsphäre auf die beiden Lippen der Calcarina, einschließlich des Occipitalpoles (nämlich des *Gyr. descendens* und eines Teils des *Gyr. occip. tertius*), somit auf den Verbreitungsbezirk des Vicq d'Azyrschen Streifens, wurde von Henschen durch ein sehr ausgedehntes Material (160 Fälle) gestützt und ist heute als gesichert anzusehen (vgl. auch Niessl-Mayendorff, Flechsig, S. 191 bis 195). Der genannte Autor bestätigte auch auf Grund partieller Gesichtsfelddefekte die Zugehörigkeit der oberen Lippe zu den oberen, der unteren Lippe zu den unteren gleichnamigen Netzhautquadranten[1]); zu demselben Resultate kam Shaw Bolton (vgl. auch A. Pick, Bruns, Oppenheim), welcher gleichfalls die beim Anophthalmus verkleinerte Sehsphäre mit dem Verbreitungsbezirke des Gennari- oder Vicq d'Azyrschen Streifens übereinstimmend fand. Das Rindenfeld der wahrscheinlich doppelseitig versorgten Macula vermutet Henschen im vordersten Abschnitt der Calcarina; demgegenüber fand Christiansen in einem Falle das zentrale Sehen erhalten trotz beiderseitiger Zerstörung dieser Partie. Andererseits erhoben Förster u. Sachs, Laqueur u. Schmidt denselben klinischen Befund bei alleinigem Erhaltensein der Rinde im hinteren Teile des Calcarinafundus; Laqueur verlegt daher das Maculafeld in den hinteren Teil der Calcarina.

Von zahlreichen Autoren wurde Hemianopsie neben Wortblindheit und Verlust des Sprachgedächtnisses bei Herden im *Gyr. angularis* beobachtet (z. B. von Beevor u. Horsley) und daraufhin, im Anschlusse an Ferrier, das Sehzentrum in die genannte Windung verlegt, speziell jenes für die Macula der Gegenseite, z. B. von Evens, Debove u. Achard, obwohl bereits Gallopain dem widersprach. Schon Wernicke, dann Flechsig haben auf die relativ oberflächliche Lage der Sehstrahlung im Marke daselbst aufmerksam gemacht. Danach, wie angesichts zahlreicher Fälle von relativ oberflächlicher Zerstörung des *Gyr. angularis* ohne Beeinträchtigung des Sehens, ist derselbe mit Sicherheit von der Sehsphäre auszuschließen (vgl. das oben bezüglich der ganz analogen Verhältnisse beim Affen Bemerkte).

Interessant ist das Vorkommen gesonderter, corticaler Farbensinnstörungen bei erhaltenem Licht- und Formensinn (Förster, Holden, Nothnagel, Naunyn u. a.). Bei einseitiger Läsion betrifft die Störung die beiden mit der Läsionsseite gleichnamigen Netzhauthälften als sogenannte Hemiachromatopsie (erster Fall von Samuelson 1881, weitere von Treitel, Eperon, Liepmann, Oppenheim, Wilbrand — A. v. Hippel hat auf das häufige Vorkommen dieser Störung bei Kapselhemiplegien aufmerksam

---

[1]) Wernicke hatte sich (Arch. f. Physiol. 1880, Suppl., S. 184, und 1881, S. 171) für eine gleiche Projektion, wie sie H. Munk für den Affen annimmt, ausgesprochen: Beziehung der lateralen Partie des Occipitallappens zum gleichseitigen Auge, der medialen zur kontralateralen Retina bzw. zu deren gleichnamiger Hälfte.

gemacht [1]). In einem solchen Falle mit gleichzeitiger konzentrischer Gesichtsfeldeinschränkung fand sich eine Cyste an der Vereinigungsstelle von Cuneus, *Gyr. fusiformis* und *lingualis*, also am unteren Teile des Occipitalpoles (Verrey). Henschen erklärt gewiß mit Recht auch den Farbensinn an die Rinde der Calcarina gebunden, ebenso Wilbrand, welcher den Farbensinn in die oberflächlichste, den Licht- und Formensinn in die tieferen Schichten derselben Rindenpartie verlegt (Vialet contra).

Baumgarten, Zentralbl. f. med. Wiss. 1878, S. 369. — Bechterew, Neur. Zentralbl. 1894, S. 252 und 297. — Christiansen, Nord. med. Arch. 1902, p. 1; Wiener med. Bl. 1902. — Evens, Brain **16**, 475, 1893. — Förster, Arch. f. Ophth. 1890, S. 94. — Gallopain, Ann. méd.-psychol. (6) II, **2**, 177, 1879. — Henschen, Klin. und anat. Beiträge z. Pathol. d. Gehirns, Upsala 1890 bis 1894; Extrakt in Brain **16**, 170, 1893. — Holden, Arch. f. Ophth. 1896. — Hun, Amer. Journ. of med. sc. 1887, p. 140. — Knies, Neur. Zentralbl. 1893, S. 570. — Küstermann, Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. **2**, 335. — Laqueur, Neurol. Zentralbl. 1888, S. 337. — Laqueur u. M. B. Schmidt, Virchows Arch. **158**, 466; ebenda N. F. **5**, 407, 1904. — Monakow, Arch. f. Psychiat. **23**, 609 und **24**, 229, sowie Gehirnpathologie, 2. Aufl., 1904. — Nothnagel, Kongr. f. inn. Med. **6** (1887). — Oppenheim, Lehrb. d. Nervenkrankh. (3), 1902, S. 563. — Samuelson, Zentralbl. f. med. Wiss. 1881, S. 850. — Séguin, Trans. Americ. Neurol. Assoc. 1877. — Shaw Bolton, Proc. Roy. Soc. 1900, p. 216. — Verrey, Arch. d'ophth. 1888, p. 289. — Wilbrand u. Sänger, Neurologie des Auges **3** (1), Wiesbaden 1904. (Zusammenfassende Darstellung der verschiedenen Anschauungen über die Lokalisation des Sehens.)

Bezüglich Rindenblindheit: Bouveret, Boll. della clin. **5**, 168, 1888; Rev. gén. d'ophth. 1897. — Chauffard, Rev. de méd., Paris 1888, p. 131 u. 339. — Déjerine u. Vialet, Compt. rend. soc. biol. 1893, p. 983. — R. Gaupp, Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. 1899, S. 28. — Monakow, Arch. f. Psychiat. **20** (3), und Ergebn. d. Physiol. **1** (2), 665, 1902. — Mooren, Neurol. Zentralbl. 1888, S. 218. — Oulemont, Gaz. méd. Paris 1889, p. 607. — Probst, Monatsschr. f. Psychiat. 1902, S. 5. — Sachs, Arb. a. d. psychiat. Klin. Breslau 1895, S. 53, und Der Hinterhauptslappen, Leipzig 1892.

Bezüglich Hemianopsie: Bechterew, Arch. de psychiat. 1890 und Monatsschr. f. Psychiat. **10**, 432, 1902. — Bernheimer, Klin. Monatsbl. f. Aug. 1900, S. 591, und Handb. d. Augenheilk. **1**, 2. Aufl. — Déjerine, Sollier u. Ausher, Arch. de physiol. 1890, p. 177. — Gowers, Lehrb. d. Nervenkrankh., Bd. 2. — Peters, Arch. f. Augenh. **32** (1896). — Sharkey, Lancet 1897, p. 1399. — Soury, Dict. de physiol. par Richet **2**, 898—952, 1892. — Stauffer, Hemianopsie und Hinterhauptslappenverletzung, Marburg 1890. — Vialet, Les centres cérébr. de la vision., Paris 1893, und Arch. d'ophth. **13**, 422, 1894. — Wilbrand, Hemianopsie, Berlin 1881.

3. Hörsphäre.

Für die Lokalisierung der Hörsphäre kommt zunächst der pathologische Hirnbefund bei Taubstummen in Betracht, welcher hauptsächlich auf mangelhafte Ausbildung der Insel linkerseits lautet (daneben ev. Minderentwickelung des *Gyr. frontalis inf.*, des Operculum und des *Lob. temporalis* — Waldschmidt, Strohmayer, M. Probst).

Gleichfalls auf die Gegend der ersten Schläfenwindung und der Insel weisen die pathologischen Rindenläsionen hin, welche Taubheit zur Folge

---

[1]) Bezüglich der Kombination von Hemiplegie und Hemianopsie überhaupt siehe Kahler, Prag. med. Wochenschr. 1887, Nr. 17, 18.

hatten (Naunyn, Laqueur, Ferrier), ebenso die sekundäre Rindenatrophie nach Verlust des kontralateralen Ohres (Manouvrier, C. K. Mills). — Für eine rein gekreuzte Beziehung zwischen Ohr und Temporalregion ist Ferguson, für eine doppelseitige, wenn auch vorwiegend gekreuzte sind Wernicke u. Friedländer, Mills, Anton eingetreten. — Einen Fall, in dem die Entfernung des Schläfenlappens und der Insel rechterseits ohne Symptome blieb, hat Edinger mitgeteilt.

Während Déjerine u. Sérieux aus klinischen Erfahrungen den Schluß auf Lokalisation der Hörsphäre im vorderen Teil der ersten Schäfenwindung ziehen, Bechterew dazu nicht bloß die erste, sondern auch die zweite Schläfenwindung und den hinteren Teil der Insel rechnet, ist Flechsig auf Grund der Markscheidenentwickelung zum Resultate gelangt, daß sich die Hörsphäre auf die temporale Querwindung der Insel und den angrenzenden insularen Abhang der ersten Schläfenwindung (dazu ev. die obere Hälfte der hinteren Inselwindung) beschränkt. Die freie Konvexität der ersten Schläfenwindung, welche das sensorische Sprachzentrum und das sensorische Ton- oder Musikzentrum umfaßt, gehört nach Flechsig nicht zur primären Hörsphäre (vgl. unten).

Alt, Wien. klin. Wochenschr. 1898, S. 229 und Wien. klin. Rundsch. 1900, S. 225. — Bechterew, Arch. f. Physiol. 1899, Suppl., S. 401. — Déjerine, Anat. des cent. nerv., Paris 1899. — Donaldson (Gehirn der taubstummen und blinden Laura Bridgeman), Amer. Journ. of Psychol. 4, 248, 1891. — Edinger, Arch. f. klin. Med. 1902, Festband. — Ferguson, Journ. of anat. and physiol. 25 (1890). — Ferrier, Cerebral Loc. 1890, p. 80. — Laqueur, Neur. Zentralbl. 1888, S. 337. — Larionow, Pflügers Arch. 76, 608, 1899 und Über die corticalen Hörzentren, D. J., St. Petersburg 1898. — Manouvrier, Bull. soc. psychol., Paris 1890, t. V. — C. K. Mills, Brain 14, 465, 1891. — Naunyn, Verh. d. Kongr. f. inn. Med. 1887. — Probst, Arch. f. Psychiat. 1901, S. 584. — Strohmayer, Monatsschr. f. Psychiat. 1902, S. 172. — Waldschmidt, Allg. Zeitschr. f. Psychiat. 43, 373, 1887.

4. Riech- und Schmecksphäre.

Als Riechsphäre beim Menschen wurden der *Gyr. uncinatus* und *hippocampi* erkannt auf Grund von Fällen von Anosmie, die zum Teil bloß die gleiche Seite betraf (Griffith, Jackson, Pitt, Oppenheim, Siebert, Ferrier, Onodi). Als pathologische Reizerscheinungen derselben Gegend wurden sogenannte subjektive Geruchsempfindungen beschrieben (H. Jackson u. Beevor).

Bezüglich der Lokalisation der Schmecksphäre gestatten die Fälle von cerebraler Ageusis bisher keinen sicheren Schluß. Übrigens ist schon angesichts der Verteilung der Geschmackserregung auf verschiedene periphere Bahnen (Trigeminus, Nervus intermed. Wrisbergii, Glossopharyngeus, Vagus) kaum ein eindeutiges Resultat zu erwarten (Zwaardemaker). Von einzelnen Autoren, z. B. Debove u. Achard, wird der vordere Pol des Temporallappens [1]), von den meisten jedoch der *Gyr. hippocampi* bzw. das Ammonshorn und speziell der hintere Abschnitt des *Gyr. fornicatus* als Schmeckzentrum vermutet (nach Flechsig *Subiculum cornu Ammonis* — Feld 4b — und

---

[1]) An der Basis des Temporallappens versuchte Paget die Hunger- und Durstgefühle zu lokalisieren.

hinterer Abschnitt des *Gyr. fornicatus* — Feld 6 — vgl. unten), von Bechterew schließlich das Operculum der Zentralwindungen. Allerdings sind Fälle von isolierter Zerstörung des Ammonshornes [1]) bisher nicht bekannt (Zwaardemaker), auch die Läsionen zwischen Ammonshorn und *Gyr. fornicatus*, bei denen Ageusis beobachtet wurde, sind relativ ausgedehnt. Einen Fall von bilateraler Zerstörung des *Gyr. hippocampi* ohne Geschmacksstörung beschrieb Bechterew.

Bechterew, Russ. Arch. f. Psychiat. 1899, Nr. 7, u. Arch. f. Physiol. 1900, Suppl., S. 145. — Ferrier, Cerebral Loc. 1890, p. 126. — Griffith, Brit. med. Journ. 1887, p. 1161. — H. Jackson u. Beevor, Brain **12**, 340, 1889. — G. Köster, Münch. med. Wochenschr. 1904, S. 333 u. 393. — Onodi (für partielle Kreuzung der Riechleitung), Arch. f. Lar. **14** (1), 1903. — Zwaardemaker, Ergebn. d. Physiol. **2** (2), 705, 1903.

II. Teil. Lokalisationsdaten aus Defekten höherer psychischer Funktionen.

Schon das erste sichere Lokalisationsdatum, welches die menschliche Pathologie beigebracht hat, betraf eine der höheren psychischen Funktionen, das Sprechvermögen oder die Sprachartikulation, deren Störung — als Aphasie, speziell als motorische Aphasie bezeichnet — die einzelnen Elemente der Sprechbewegung isoliert betreffen kann. Weitere Beobachtungen über pathologische Ausfallserscheinungen am Menschen führten zu der Erkenntnis, daß auch der Bewegungsausdruck anderer komplizierter psychischer Leistungen, wie das artikulierte Lesen, das Schreiben, die musikalische Betätigung in Gesang oder im Spiel verschiedener Instrumente, — in einer an sich noch wenig geklärten Art und Weise — an gewisse Rindenpartien geknüpft, somit „lokalisiert" erscheint, und zwar lokalisiert nach einzelnen Komponenten. Auch das Gedächtnis für diese einzelnen Bewegungsformen oder Handlungen scheint eine gesonderte anatomische Grundlage zu besitzen (mnestische motorische Zentren). In Analogie zu diesen „höheren motorischen Zentren" wurden „höhere sensorische Rindenfelder" bestimmt, welche das Erkennen und Verstehen (gnostische Zentren), sowie das Gedächtnis (mnestische sensorische Zentren) für gewisse Sinneseindrücke vermitteln [2]). So für die einzelnen Sprachlaute, Silben und Worte, für die Elemente der Musik, für optische Eindrücke, für die verschiedenen Buchstaben-, Zahlen- und Notenbilder. Störungen des Verständnisses für gewisse Sinneseindrücke werden, allgemein gesprochen, als sensorische Seelenlähmungen, speziell als Seelenblindheit, Seelentaubheit usw. bezeichnet. Jede dieser Gruppen weist zahlreiche Spezialformen auf, von denen hier nur die Seelenblindheit für Buchstaben, ev. für ganz bestimmte Buchstaben, Zahlen, Noten (optische Alexie), die Seelentaubheit für Worte (sensorische Aphasie) oder für Töne (sensorische Amusie) genannt seien.

---

[1]) Doch sei erinnert an das häufige Vorkommen von Sklerose des Ammonshornes und des *Gyr. hippocampi* bei Epileptikern (Sommer, 1880, Bratz, 1889, Meynert, Bechterew, 1899), sowie bei Paralytikern (Herman, 1899). — [2]) Allerdings erschöpft der Wortsinn von γνῶσις und μνῆσις nicht völlig den beabsichtigten Begriffsinhalt. — Die damit getroffene Unterscheidung entspricht einigermaßen der Trennung von Bewußtseinstätigkeit und Bewußtseinsinhalt nach Wernicke.

Auch die Störungen des Gedächtnisses oder die Amnesien, zumal die optischen und die akustischen Amnesien, sind sehr reich an klinischen Spezialformen. Die anatomischen Bestimmungen der Lokalisation sind allerdings bezüglich vieler Punkte noch sehr im Rückstande gegenüber der klinischen Symptomenanalyse.

Den ersten Schritt zu der oben angedeuteten Unterscheidung einfacher und höherer sensorischer wie motorischer Rindenzentren hat Exner (1881) getan, indem er jeder Sinnesfunktion ein absolutes und ein relatives Rindenfeld zuschrieb. Dann ist vor allem Nothnagel (1887) für eine Sonderung von Rindenstellen eingetreten, deren Läsion einfache motorische oder sensorische Lähmung macht, und solcher, als deren Erkrankung sogenannte Seelenlähmung zu beobachten ist — Wahrnehmungsfelder und Erinnerungsfelder.

Der Gedanke einer Unterscheidung von Zentren verschiedenen Ranges wurde speziell gestützt und vertieft durch die klassischen Untersuchungen von Kußmaul, Wernicke und Lichtheim über Sprachstörungen. Durch die Entdeckung der tektonischen Dualität der Hirnrinde, durch die Assoziationszentrentheorie Flechsigs (1894) ist nunmehr für die Lokalisation der höheren psychischen Funktionen eine wesentlich exaktere anatomische Grundlage gewonnen. Flechsig (1904, S. 222f., 229f.) hat sich auch, auf Grund klinischer Beobachtungen, speziell für eine gesonderte Vertretung der assoziierten Gedächtnisbilder außerhalb der primären Sinneszentren ausgesprochen, ebenso Quensel bezüglich der Aphasie und Alexie.

Allerdings sei nachdrücklich hervorgehoben, daß von anderen Forschern die Vorstellung vertreten wird, daß die Defekte der höheren psychischen Funktionen nicht auf eine Läsion besonderer höherer Zentren zu beziehen sind, sondern auf eine solche von Verbindungsleitungen oder Assoziationssystemen zwischen den verschiedenen Sinnessphären (nach Niessl-Mayendorff auf Läsion bestimmter Anteile von Projektionssystemen — speziell für Alexie). Freilich sind unsere Kenntnisse über die Assoziationssysteme noch recht dürftige zu nennen (vgl. unten). — Wenn ich der folgenden Darstellung wesentlich die Theorie höherer Zentren zu Grunde lege — ohne damit die Bedeutung der Binnenleitungen zu verkennen —, so geschieht dies nicht darum, weil ich jene für bereits zweifellos begründet erachte, sondern in erster Linie aus Gründen didaktisch-schematischer Darstellung, der gegenüber jedem, nicht zum wenigsten mir selbst, eine weitgehende Skepsis offen bleiben möge. Die gelegentliche Bestimmtheit im Ausdruck darf daher den Leser nicht täuschen.

Aus den oben angedeuteten Hauptformen von Ausfallserscheinungen auf motorischem wie auf sensorischem Gebiete ist, unter der angegebenen Reserve, etwa folgendes schematische Gesamtbild abzuleiten, welches allerdings noch viele hypothetische Züge aufweist. Für beide Gebiete lassen sich mindestens dreierlei gesonderte Rindensubstrate oder Zentren annehmen, welche bezüglich der Sinnesfunktionen dem Empfinden, dem Erkennen und Verstehen, endlich dem Gedächtnisse für die einzelnen Sinneseindrücke dienen. Bezüglich der motorischen Äußerung entsprechen die Zentren dem Bewegungsantrieb für gewisse Muskeln, den einzelnen komplizierten Bewegungsformen oder Handlungen (dem sogenannten Bewegungsbild), dem Gedächtnis für die

einzelnen Handlungen oder Bewegungsbilder[1]). Die drei Stufen lassen sich bezeichnen als primäre, sekundäre, tertiäre sensorische oder motorische Zentren; die erste Stufe bilden die sensorischen oder motorischen Rindenfelder, Sinnes- oder Bewegungssphären, von denen die einen zuführende Stabkranzbahnen aus den peripheren Sinnesorganen empfangen, die anderen absteigende Stabkranzleitungen nach peripheren Erfolgsorganen entsenden. — In zweiter Linie stehen die Zentren für Sinnesbilder und die Zentren für Bewegungsbilder, die gnostischen oder Perzeptionszentren und die Aktionszentren. Einem primären motorischen oder sensorischen Zentrum gehört eine ganze Anzahl sekundärer Zentren zu. So sind z. B. der Hörsphäre als sekundäre akustische Zentren angeschlossen das selbst wieder gegliederte sensorische Sprachzentrum, das sensorische Musikzentrum; der Sehsphäre reihen sich an als sekundäre optische Zentren die sensorischen Stätten für verständnisvolles Lesen von Buchstaben, Zahlen und Noten. Das Armzentrum wird beherrscht vom Schreibzentrum, vom Zentrum für gewisse musikalische Bewegungsformen u. dgl.

Die dritte Stufe bilden die mnestischen, sensorischen oder motorischen Zentren, die Stätten des Gedächtnisses für Sinnesbilder oder für Bewegungsbilder. Ihre Sonderung von den sekundären, also den gnostischen Zentren und den Aktionszentren mag allerdings etwas gekünstelt erscheinen, doch ist eine solche Vorstellung als die einfachste schematische Form zu bezeichnen, welche den klinischen Erfahrungen über isolierte und partielle Gedächtnisschädigung (Amnesie) entspricht.

Die Zustände, welche durch die Läsion jener einzelnen Zentren hervorgebracht werden, bezeichnet man als sensorische oder motorische Rindenlähmung, als sensorische oder motorische Seelen- oder Verständnislähmung (Agnosie bzw. Apraxie nach Liepmann), als sensorische oder motorische Gedächtnislähmung oder Amnesie. Die verschiedenen Formen von akustischer optischer, motorischer Seelenlähmung oder von Seelentaubheit, Seelenblindheit, Seelenbewegungslosigkeit werden im folgenden gesondert besprochen werden — so die Worttaubheit, die Musiktaubheit, die Schriftblindheit, die Sprechlähmung, die Schreiblähmung.

Die sekundären und tertiären Zentren entbehren allem Anscheine nach einer direkten Verbindung mit der Peripherie, also mit den sensorischen Aufnahmeapparaten und den motorischen Erfolgsorganen[2]). Sie erhalten eine

---

[1]) Schon die beigesetzten Synonyma weisen darauf hin, daß für die höheren Zentren das Wort „motorisch“ in einem anderen Sinne gebraucht ist wie für die primären Rindenzentren oder gar für die subcorticalen oder spinalen Zentren oder endlich für den peripheren Nerv; sogenannte Bewegungsvorstellungen (vgl. diesbezüglich das oben über das sogenannte Muskelbewußtsein Bemerkte) sind hier die Grundlage für die eigentlich motorische Aktion, d. h. für das Weitergeben der Erregung in peripherer Richtung. Die Erkenntnis der Bedeutung, welche der Lage- und Bewegungsempfindung oder Vorstellung für die willkürliche Bewegung zukommt, hat Ch. Bastian begründet, Hitzig, Wernicke, Schäfer u. a. näher ausgeführt. — [2]) Die Stabkranzlosigkeit gewisser Rindenfelder wurde, wie vorausgreifend bemerkt sei, von Flechsig erkannt, welcher damit die Lehre von der tektonischen Dualität der Hirnrinde begründete; der Nachweis, daß unter den sekundären Zentren speziell die Brocasche Stelle, das Wernickesche Sprachzentrum und das Schreibzentrum eines Stabkranzes entbehren, gehört erst der jüngsten Zeit an (Flechsig, 1904).

Schema I[1]).

Sensorisch		Motorisch	
Bezeichnung der Nervenzentren	Bezeichnung der Ausfallserscheinungen	Bezeichnung der Ausfallserscheinungen	Bezeichnung der Nervenzentren
Tertiäres oder mnestisches sensorisches Zentrum (Gedächtnisbildzentrum)	Sensorische Amnesie oder Gedächtnislähmung	Motorische Amnesie oder Gedächtnislähmung	Tertiäres oder mnestisches motorisches Zentrum (Gedächtnisbildzentrum)
Binnenfasern			Binnenfasern
Sekundäres oder gnostisches sensorisches Zentrum (Sinnesbildzentrum)	Agnosie oder Seelen- oder Verständnislähmung	Apraxie oder Seelenlähmung	Sekundäres motorisches oder Aktionszentrum (Bewegungsbildzentrum)
Binnenfasern			Binnenfasern
Primäres sensorisches Zentrum (Sinnessphäre)	Sinneslähmung oder sensor. Rindenlähmung	Intentionslähmung oder motor. Rindenlähmung	Primäres motorisches Zentrum (Bewegungssphäre)
Sensorischer Stabkranz			Motorischer Stabkranz
Subcort. Ganglien	Ganglionäre sensorische Lähmung	Ganglionäre motorische Lähmung	Subcort. Ganglien
Sens. Endkern	Nucleare sensorische Lähmung	Nucleare motorische Lähmung	Bulbo-spinaler motorischer Kern
Periph. Neuron			Periph. Neuron
Aufnahmeorgan (ev. Sinnesepithel)			Erfolgsorgan

[1]) Die schematische Verbindung des primären und des tertiären Zentrums durch Vermittelung des sekundären möge nicht den Anschein erwecken, daß daneben eine direkte Verbindung zwischen dem primären und dem tertiären Zentrum ausgeschlossen sei.

solche nur auf indirektem Wege durch Vermittelung der primären Zentren, deren aufsteigende und absteigende Leitungen den „Stabkranz“ (im Sinne Flechsigs) bilden. Abgesehen von jener Verbindung mit den entsprechenden primären Zentren erweisen sich die sekundären in verschiedener Weise miteinander, sowie mit tertiären Zentren verknüpft und zwar durch sog. Assoziations- oder Binnenfasern oder transcorticale Bahnen im Sinne Wernickes. Auch die tertiären Zentren hängen wieder untereinander zusammen und sind auch wohl direkt mit primären Zentren verbunden. Schon hier sei vorausgreifend betont, daß die bisher festgestellten sekundären oder gnostischen Zentren und die Aktionszentren (Wernickes Sprachzentrum, sensorisches-musikalisches Zentrum, Lesezentrum, Brocasches Sprachzentrum, Exner-Charcots Schreibzentrum) nach Flechsigs tektonischer Einteilung den Randzonen zugehören, die bekannten tertiären Zentren (mnestisches-optisches und mnestisches-akustisches Zentrum Henschens) den Zentralgebieten[1]). Den höchsten psychischen Leistungen, der Bildung von Begriffen, dem Denken und Wollen, lassen sich bestimmte Rindenstätten nicht zuschreiben. — Das Gesagte sei in dem umstehenden Diagramm (Schema I) zusammengefaßt, dessen rein schematischer Charakter natürlich nicht verkannt werden darf.

Ch. Bastian, Brit. med. Journ. 1 (1869); The Brain as an organ of mind. 1880; Brain 10, 1, 1887; 15, 1, 1892. — Exner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 84, 185, 1881; Über die Lokal. d. F. in der Großhirnrinde des Menschen. Wien 1881. — Flechsig (s. unten). — C. v. Monakow, Ergebn. d. Physiol. I, 2, 534—665, 1902. — Niessl-Mayendorff, Verh. d. 21. Kongr. f. inn. Med. 1904, S. 510 u. Arch. f. Psychiat. 1905. — Nothnagel, Verh. d. Kongr. f. inn. Med. 1887. — Quensel, Neur. Zentralbl. 1903, Nr. 23. — Schäfer, Text-Book 2, 729 (zugleich eingehende Literaturübersicht). — Wernicke, Arb. a. d. psych. Klinik in Breslau, Heft 2, S. 33, 1895.

1. Analyse und Lokalisation der Sprachfunktion.

Nach der grundlegenden Entdeckung Brocas bedingt Zerstörung des Fußes der dritten Stirnwindung linkerseits, bzw. der zwischen dem *Ramus ascend. fissurae Sylvii* und dem *Sulc. praecentralis inf.* gelegenen Rindenpartie, den Verlust der Fähigkeit, Sprechbewegungen durch Vermittelung des fünften, siebenten und neunten bis zwölften Hirnnerven mit den Muskeln des Mundes, der Zunge und des Kehlkopfes auszuführen: sog. corticale motorische Aphasie. Die genannten Muskeln sind jedoch in reinen Fällen, in denen

---

[1]) Eine wesentlich andere Anordnungsweise hat H. Munk aus seinen Läsionsversuchen an Hunden und Affen abgeleitet. Er betrachtet die gesamte Hirnrinde als aufgeteilt in primäre oder niedere Sinnessphären (Sinneszentrentheorie). Etwa in die Mitte jedes einzelnen Rindenfeldes, speziell in die Mitte der Sehsphäre und Hörsphäre, verlegt er ein Sinneszentrum höherer Ordnung, welches etwa dem gnostischen und dem mnestischen Zentrum im obigen Sinne entspricht. Dasselbe fällt jedoch in der Flächenausdehnung mit einem bestimmten Teile der Sinnessphäre zusammen, z. B. das höhere Sehzentrum mit dem Rindenfelde der Macula, das höhere Hörzentrum mit dem Rindenfelde für gewisse Tonlagen. Allerdings nimmt Munk an, daß die niederen oder primären und die höheren sekundären und tertiären Sinnesleistungen gesonderten Rindenelementen zukommen, die ersteren den sog. Wahrnehmungselementen, die letzteren den sog. Vorstellungs- oder Gedächtniselementen (z. B. G. M. 6, 92; Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1892, S. 759). Die Zerstörung jener höheren Sinneszentren bedingt die von Munk als Seelenblindheit, Seelentaubheit, Seelenbewegungslosigkeit bezeichneten Zustände (vgl. oben).

meist einige stereotype Worttrümmer erhalten bleiben, nicht vollständig gelähmt, vielmehr zu allen anderen Funktionen geeignet. So zum Atmen, zur Nahrungsaufnahme, zum Schlucken und Kauen, zur Mimik [1]), selbst zum Singen oder Pfeifen. Es ist also bloß das Spontansprechen und Nachsprechen aufgehoben, hingegen bewahrt der Betroffene das Verständnis wie das Gedächtnis für das gesprochene Wort. Es besteht also eine besondere Form von sog. Seelenlähmung oder Apraxie der Sprachwerkzeuge [2]). In leichten Fällen findet sich nur Silbenstolpern oder Paraphasie, Vorbeisprechen am gesuchten Wort.

Die Brocasche Stelle dient demnach ausschließlich einer ganz bestimmten Innervationsform, der Sprachartikulation oder Lautsprache. Dieses Rindenfeld wird daher als motorisches Sprachzentrum oder als Wortbewegungsbildzentrum bezeichnet (centre moteur de l'articulation des mots nach Charcot). Seine genauere anatomische Begrenzung ist noch zweifelhaft, meist wird es auf das letzte oder obere Drittel der dritten Stirnwindung beschränkt (Feld 18 b nach Flechsig; Naunyn 1887, rechnet noch das mittlere Drittel, Feld 27, dazu).

Die reichen klinischen Erfahrungen über motorische Aphasie haben uns noch eine weitere, von Wernicke als transcorticale motorische Aphasie bezeichnete Form kennen gelehrt. Bei dieser ist nur das Spontansprechen aufgehoben, das Nachsprechen und das Sprachverständnis bleiben erhalten. Es handelt sich somit wohl hauptsächlich um Läsion eines mnestischen motorischen Zentrums, der Stätte des Gedächtnisses für die Wortbewegungsbilder, also im wesentlichen um eine amnestische motorische Aphasie, welche eine besondere Form von motorischer Gedächtnislähmung darstellt (Heilbronner). Die Lage der betreffenden Rindenstelle [3]) ist allerdings noch nicht sicher festgestellt, sie ist wohl in der Umgebung des Brocaschen Sprachzentrums zu vermuten. Es wäre möglich, daß hierfür das Binnenfeld oder Assoziationszentrum der Insel (Feld 32 nach Flechsig) in Betracht kommt, welches zwischen dem motorischen und dem sensorischen Sprachzentrum (zwischen Feld 18 b und 14) gelegen ist [4]).

Von der corticalen motorischen Aphasie hat Wernicke die subcorticale motorische Aphasie (die periphere Leitungssprachtaubheit nach Lichtheim, *surdité verbale brute* nach Arnaud) dadurch unterschieden, daß in letzterem Falle zwar gleichfalls das Spontansprechen und das Nach-

---

[1]) Auch gesonderter Verlust der mimischen Ausdrucksbewegungen wurde beobachtet und als Amimie bezeichnet. — [2]) Allerdings sind selbst mit reiner motorischer Aphasie weitgehende Störungen der allgemeinen sprachlichen Leistungsfähigkeit, auch der zusammenhängenden Auffassung der Laut- und Schriftsprache verknüpft (Déjerine). Wernicke betont bereits, daß erst das Zusammenwirken der sensorischen und motorischen Vorstellung die Einheit des sog. Wortbegriffes bildet. Nach Bonhöffer, ebenso Quensel werden bei partieller oder in Rückbildung begriffener motorischer Aphasie die Objektnamen relativ leicht gefunden, Sätze hingegen ganz mangelhaft und ungrammatikalisch konstruiert. — [3]) Centre de la mémoire des mouvements de la parole nach Arnaud, welcher es zugleich als eigentlich „kinästhetisch" dem „motorischen" Brocazentrum gegenüberstellt. Freund vermutet als Grundlage der geschilderten Störung geradezu eine teilweise Verletzung des Brocazentrums. — [4]) Wernicke bezeichnet die Insel als ein Feld, in welchem Assoziationsfasern aus allen an der Wortbildung beteiligten Rindenstellen zusammenstrahlen.

sprechen bei intaktem Sprachverständnis aufgehoben ist, jedoch das Schreiben erhalten bleibt. Auch vermögen die betreffenden Patienten im Gegensatz zu den cortical Aphasischen die Silbenzahl des beabsichtigten Wortes anzugeben (Lichtheim). Es handelt sich hier nach Wernicke nicht um eine Läsion des motorischen Sprachzentrums selbst, sondern um eine Unterbrechung der Sprachbahn. Nach der von Wernicke begründeten Annahme wäre dies eine von der Brocaschen Windung absteigende Leitung; nach dem Flechsigschen Befunde, demzufolge jenes Zentrum überhaupt eines Stabkranzes entbehrt, ist hingegen anzunehmen, daß die Verbindungsfasern zwischen dem motorischen Sprachzentrum und den corticalen Zentren für Mund, Zunge und Kehlkopf unterbrochen sind, wie dies bereits Fränkel, Onuff, Pitres, Ladame vermuteten, oder daß die von dort erst gesondert absteigende Sprachbahn [1]) verletzt wurde. — Besonders interessant ist der Umstand, daß bezüglich der Sprechbewegungen, ebenso bezüglich des Erkennens, Verstehens und Erinnerns der Sprachlaute die beiden Hemisphären nicht gleichwertig erscheinen. Normalerweise kommen die genannten Leistungen fast ausschließlich der linken Hemisphäre zu. Allerdings besitzen die entsprechenden Rindenpartien der rechten Seite auch einen gewissen Einfluß auf den Ausdruck der Sprache. (Gowers, Luys und Mabille, Kattwinkel, Polenoff, Struppler, Oppenheim [2]). Ja, das Brocasche Rindenfeld der rechten Hemisphäre vermag seine Tätigkeit nach Beeinträchtigung oder Zerstörung des linksseitigen Zentrums zu steigern und auszubilden, somit eine nicht unbeträchtliche Ersatzleistung aufzubringen, besonders bei Kindern (Treitel). Über einen solchen Fall berichtete bereits Bouillaud, ebenso Kiernan. Bei Linkshändern scheinen in der Regel auch die Hemisphären ihre Spezialfunktionen vertauscht zu haben. So fand sich hier motorische, ebenso sensorische Aphasie durch einen rechtsseitigen Herd bedingt. (Bastian und Dickinson, Touche [3]). — E. Weber betrachtet das Sprechvermögen als ursprünglich symmetrisch vertreten, die asymmetrische Lokalisation als erworben durch das Schreiben mit der rechten Hand (nicht einfach als Folge von Rechtshändigkeit). Für diese Annahme läßt sich der rasche Ausgleich von Aphasien im Kindesalter anführen, ebenso Fälle von erwachsenen Rechtshändigen, welche nachträglich infolge von Verletzung oder Lähmung der

[1]) Näheres siehe unter Leitungsbahnen. Läsionen der Sprachbahn unterhalb des Hirnschenkels bedingen meist nur eine teilweise Unterbrechung der hier bereits aufgefaserten Leitung. Die konsekutive Störung in der Koordination der Sprechbewegung wird als Anarthrie bezeichnet. Dabei ist die Aussprache gestört, die Worte werden durch Auslassen oder Fehlaussprache einzelner Laute verstümmelt, auch sind gewöhnlich die anderen Funktionen der beim Sprechen verwendeten Muskeln mit beeinträchtigt. — [2]) Luys und Mabille, Rev. d'hypnol., Paris 1890, p. 134; vgl. auch H. Strauß, Über die funktionelle Verschiedenheit der rechten und der linken Hemisphäre, D. J., Berlin 1892. — [3]) Bouillaud, Compt. rend. **85**, 308, 368, 1877; J. G. Kiernan, Med. Detroit. Jan. 1896; Touche, Compt. rend. soc. biol. 1899, p. 491. Allerdings kann mitunter auch bei Rechtshändern Aphasie nach Zerstörung der Brocaschen Stelle linkerseits fehlen oder rasch vorübergehen (Schreiber, Mingazzini, Collins, Bramwell, Oppenheim). — Andererseits kommen auch unter den Rechtshändern vereinzelte Fälle von Hemiplegie der linken Körperhälfte mit motorischer Aphasie, also von Lokalisation der motorischen Sprachfunktion in der rechten Hemisphäre vor (u. a. Olliver, J. B. f. Kinderheilk. **2**; Bramwell, Lancet 1899).

rechten Hand zum Linksschreiben genötigt waren, und bei denen schließlich eine rechtsseitige Hirnläsion zur Aphasie führte (Oppenheim, Nonne[1]).

Im Gegensatz zu den Fällen von motorischer Aphasie wurde schon frühzeitig ein pathologischer Zustand beobachtet, in welchem nicht das Sprechvermögen, sondern das Verständnis für Sprachlaute und damit das Nachsprechen aufgehoben ist. Dieser als Worttaubheit (Kußmaul) oder sensorisch-akustische oder corticale sensorische Aphasie (Wernicke), als Kernsprachtaubheit (Lichtheim) oder *surdité verbale centrale* (Arnaud) bezeichnete Zustand wurde zuerst von Bastian (1869) klinisch beschrieben und als Herderkrankung eines akustischen Zentrums gedeutet. Es handelt sich also um eine besondere Form von Seelentaubheit, von Lähmung des Hörverständnisses. Die Affektion kann völlig rein ohne Störung des Wortgedächtnisses bestehen, hingegen ist oft damit verbunden Paraphasie, Vorbeisprechen am gesuchten Wort, und Wortverstümmelung, sog. Jargonparaphasie (Quensel[2]). Wernicke hat die mit Paraphasie kombinierte Worttaubheit als corticale sensorische Aphasie, die reine Worttaubheit ohne Paraphasie als subcorticale sensorische Aphasie[3]) unterschieden. — Es gelang zuerst Wernicke (1874) das bezügliche Rindenfeld exakt zu lokalisieren, und zwar etwa in die hintere Hälfte der ersten Schläfenwindung, d. h. ihrer freiliegenden Konvexität (Feld 14 bis 14b nach Flechsig, ev. kommt noch der angrenzende Teil der zweiten Schläfenwindung in Betracht[4]). Jenes Feld stellt also das sensorische oder akustische Sprachzentrum nach Wernicke oder das Wortklangbildzentrum dar. Die anzunehmende Verbindung zwischen dem sensorischen und dem motorischen Sprachzentrum verläuft nach Wernicke längs der Insel — etwa unter Einschaltung von deren Rinde, speziell Feld 32 (?) — von hinten nach vorn; eine Unterbrechung derselben bedingt (nach Wernicke, Monakow contra) sog. Leitungs- oder Verbindungsaphasie, bei welcher Spontan- wie Nachsprechen paraphasisch sind und das

---

[1]) E. Weber, Zentralbl. f. Physiol. 1904, S. 341, ferner Ursachen und Folgen der Rechtshändigkeit. Halle 1905; Oppenheim, Arch. f. Psychiat. 1890, S. 139; Nonne, Verh. d. Ärztevereins Hamburg 1894. — [2]) Mit der Worttaubheit ist allerdings oft entweder von vornherein oder sekundär Unfähigkeit zu lesen (Alexie) verknüpft, doch laufen beide Störungen einander nicht immer parallel. Zudem sind reine Fälle von sensorischer Aphasie ohne Alexie, ebenso von Alexie ohne Worttaubheit beobachtet. (Über Alexie s. später.) Bei Verlust der Klangbilder können die Worte bzw. Wortbewegungsbilder durch Schreibbewegungen oder Wortschriftbilder geäußert werden, ja selbst das Auffinden der Worte kann auf diesem Wege geschehen. (Sommer bezüglich des Falles Grasheys.) — [3]) Nach Wernicke handelt es sich dabei um eine Unterbrechung der Verbindung zwischen dem sensorischen Sprachzentrum und der Hörsphäre. Auch bei der subcorticalen sensorischen Aphasie findet sich die Läsion immer cortical, und zwar im hinteren Abschnitt der ersten Schläfenwindung (Déjerine, Veraguth). Doch ist dabei sehr wohl die Möglichkeit gegeben, daß bloß die Assoziations- oder Verbindungsfasern zwischen der Hörsphäre und dem Wernickeschen Sprachzentrum unterbrochen sind (Sahli). Für diese Vorstellung spricht der Befund Flechsigs, daß das sensorische Sprachzentrum im Gegensatze zur Hörsphäre einer direkten Verbindung mit der Peripherie, eines Stabkranzes, entbehrt. — [4]) Monakow verlegt das Zentrum vornehmlich an das hintere Ende der ersten Schläfenwindung. Hammond fand bei lokaler Läsion des hinteren Teiles der ersten Schläfenwindung Verlust des Vermögens, Dinge und Personen zu benennen (Anomie), ohne Hörstörung und bei sonst erhaltenem Spontansprechen wie Kopieren.

Nachsprechen nur mehr auf Umwegen (über das Begriffszentrum C in Schema III) möglich ist.

Endlich wurde auch die akustische Wortvergessenheit oder Amnesie für Wortklangbilder, also eine spezielle Form von akustischer Gedächtnislähmung, wenigstens in einer Anzahl von Fällen, als Herdsymptom erkannt (Pitres, Trénel, Eisenlohr, Oppenheim). Bei der amnestischen, sensorischen Aphasie vermag der Erkrankte das verlangte Wort nicht hervorzubringen, obwohl er es aussprechen kann, wenn es ihm gelegentlich einfällt und das Wort erkennt und versteht, wenn er es hört[1]). Der Defekt ist meistens kein absoluter, vorwiegend fehlen dabei Hauptworte, besonders solche, welche Konkreta, z. B. vorgeführte Gegenstände bezeichnen. Als Ausdruck der Wortvergessenkeit erscheint die echte Paraphasie, d. h. die Verwechslung in sich richtig gebildeter Worte oder die Umschreibung fehlender Worte (Quensel). In einem reinen Falle von *Amnesia verbalis*[2]) fand Henschen den vorderen unteren Teil des *Gyrus angularis* durch einen Herd unterminiert. Nach Quensel und Flechsig kommt für das akustische und optische Wortgedächtnis normalerweise die linke Hemisphäre in Betracht, und zwar der *Gyrus angularis*, der hintere Teil des *Gyrus supramarginalis* und das hintere Ende der zweiten und dritten Schläfenwindung. Flechsig schreibt der Rinde des *Gyrus angularis* speziell die Funktion zu, Buchstaben zu Worten zusammenzusetzen (vorwiegend Gedächtnisleistung) und die Buchstabenbilder mit Lautvorstellungen zu verknüpfen. Wir dürfen demnach in der Gegend des *Gyrus angularis*, mehr vorn und unten ein Rindenfeld des Gedächtnisses für Wortklangbilder, mehr hinten und oben ein Rindenfeld des Gedächtnisses für Wortschriftbilder vermuten.

In den vorstehenden Erörterungen wurde zunächst nur die Beziehung der akustischen Bahnen und Zentren zu jenen des Sprechens berücksichtigt. Eine analoge Einflußnahme besitzen jedoch die anderen sensorischen Bahnen und Zentren, speziell jene für optische Eindrücke und für Tasteindrücke. Die bezüglichen Sprachstörungen werden als optische Aphasie (Freund) — meist, aber nicht notwendig kombiniert mit sog. subcorticaler Alexie — und als taktile Aphasie bezeichnet. Der Patient vermag Objekte nach dem bloßen Gesichtseindrucke nicht zu benennen, wohl aber nach dem Tasteindrucke.

Als zusammenfassende Übersicht der angeführten lokalisatorischen und klinischen Daten seien mehrere Schemata des zentralen Sprachapparates nach Wernicke und Lichtheim geboten; denselben seien einige Modifikationen zur Seite gestellt, wie sie sich aus den oben geäußerten Anschauungen ergeben.

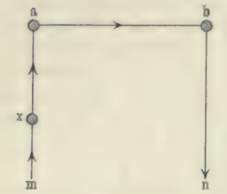
---

[1]) Im wesentlichen, aber nicht vollständig, entspricht dieser Zustand der transcorticalen sensorischen Aphasie nach Wernicke, der zentralen Leitungssprachtaubheit nach Lichtheim, der surdité verbale mentale nach Arnaud, welcher davon noch unterscheidet die surdité verbale représentative, das Auffassen der gehörten oder nachgesprochenen Worte wie eine fremde Sprache (Fall Fränkels). — [2]) Dieselbe ist zwar meistens mit Alexie verknüpft, doch können beide isoliert vorkommen: reine Alexie (Bastian) und reine *Amnesia verbalis* (Henschen). Andererseits wurde schon oben die häufige Verknüpfung mit sensorischer akustischer Aphasie betont. Ebenso, daß trotzdem beide Symptomkomplexe sich als relativ selbständig erwiesen haben. Man vergleiche beispielsweise den Fall Bonhöffers: erhebliche *Amnesia verbalis* mit Wortblindheit, jedoch mit erhaltener Fertigkeit, akustisch wahrgenommene Objekte zu benennen (nach Quensel).

Schema II.

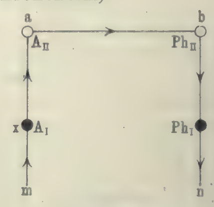
Primitiver Sprechapparat des Kindes zum mechanischen Nachsprechen

(nach Wernicke und Lichtheim).



Nach Sahli, (3. Aufl.), S. 842.

a sensorisches Sprachzentrum
b motorisches Sprachzentrum
x Hörsphäre
m Acusticusleitung
n Sprachbahn
m a b n einfacher Sprachbogen



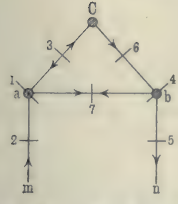
Modifiziert.

$A_{II} = a =$ sekundäres akutisches Zentrum (sensorisches Sprachzentrum)
$A_I = x =$ primäres akustisches Zentrum (Hörsphäre)
$Ph_{II} = b =$ sekundäres phasisches Zentrum (motorisches Sprachzentrum)
$Ph_I =$ primäres motorisches bzw. phasisches Zentrum für die Sprechwerkzeuge

Anton (sensor. A.), Wien. klin. Wochenschr. 1888, S. 780. — Arnaud, Arch. de neurol. **13** (1887). — H. Aubert, Die innerliche Sprache. Zeitschr. f. Psychol. d. Sinnesorg. **1**, 52, 1890. — Ballet, Le langage intérieur. D. Übers., Wien 1890 (zusammenfassend). — Banti, Lo sperim. 1886. — Bastian, On the various forms of loss of speach in cerebral disease. 1869; The Brain as an organ of mind. London 1880. — Derselbe, Brit. med. Assoc. Dublin 1887; D. med. Wochenschr. 1887, Nr. 35, S. 779 (zusammenfassend). — Derselbe, Lancet 1897, p. 933, 1055, 1131, 1187 (z). — Bateman, On aphasia. 2. ed. London 1890 (z.). — Bennet (sensor. Aphasie), Brit. med. Journ. 1888, p. 339 (z.). — Berg (transcorticale Aphasie), Monatsschr. f. Psych. **13**, 341, 622, 1903. — Bernard, De l'aphasie. 2. éd. Paris 1890. — Bernheim, Rev. de méd. **11**, 372, 1891; De l'aphasie motrice. Thèse, Paris 1901. — A. Binet, Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilk. 1892, S. 120 (zus.). — E. Bischof (sensor. Aph.), JB. f. Psych. 1897, S. 350; Arch. f. Psych. **32**, 730, 1899. — Bleuler-Rheinau (subcort. Aph.), N. Zentralbl. **11**, 562, 1892; Arch. f. Psych. **25**, 32, 1893. — O. Bouillaud (Sprach-Zentren), Compt. rend. **76**, 1388; **77**, 5, 1873 (z.). — Broadbent (Anomie), Transact. of the Med. Chir. Soc. **65**, 178, 1872 und 1877/78. — Broca, Soc. anat. 1861, p. 330; Soc. anthropol. 1863. — Charcot, Progrès méd. 1883 und 1888, Nr. 5. — Cramer, Arch. f. Psych. **22**, 141, 1890. — Déjerine, Compt. rend. soc. biol. 1891, p. 155, 167, 192 (vgl. Luys, ebenda, p. 187, 188 und Netter, p. 191); (Wortblindheit) Mém. soc. biol. 1892, p. 62; mit Vialet (Wortblindheit), Compt. rend. soc. biol. 1893, p. 790; mit Sérieux (Worttaubheit) ebenda 1897, p. 1074. — Duval, Rev. scient. 1887, p. 769 (zus.). — Leva (Lokal. d. Aphasien), Virch. Arch. 1893, S. 333. — B. Erdmann (Sprechen und Denken), Arch. f. syst. Philos. 1901, S. 316. — Ferrand, De l'exercice et des troubles de la parole et du langage. Paris 1887 (zus.). — G. Freud, Zur Auffassung der Aphasien. Wien 1891. — C. S. Freund, Labyrinthtaubheit und Sprachtaubheit. Wiesbaden 1895. — Goldscheider (Aphasie und Agraphie, Alexie), Berlin. klin. Wochenschr. 1891 u. 1892, Nr. 4. — Gossen, Arch. f. Psychiat. **24**, 74, 1893. — Grashey, Arch. f. Psych. **16**, 654, 1885. — Grossard u. Pégot (Zentren f. Selbsthören), Compt. rend. soc. biol. 1901, p. 790. — Hammond (Anomie), Med. Record 1900, p. 1011. — Heilbronner (transcort. mot. Aph. u. amnest. Aph.), Zeitschr. f.

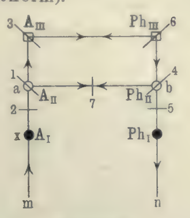
Schema III.

Schema für die bewußte Sprache
(nach Wernicke und Lichtheim).



Nach Sahli, (3. Aufl.), S. 844.

C Begriffszentrum (schematisch unter Reduktion der Teilvorstellungen oder Begriffe der einzelnen Sinnesgebiete auf eine Stelle).



Modifiziert.

A_{III} Tertiäres oder mnestisches akustisches Zentrum.

Ph_{III} Tertiäres oder mnestisches phasisches Zentrum.

Anm. Die Zahlen bezeichnen die Läsionsstätten für die nachstehend genannten Formen d. Sprachstörung (nach Sahli, 3. Aufl., S. 845 u. Oppenheim, 3. Aufl., S. 641).

	Sprachverständnis	Spontansprechen	Nachsprechen	Paraphasie	Bemerkungen
1. Corticale sensorische Aphasie	⊖	+	⊖	+	Störung des Lesens und Schreibens; ev. sekundäre Alexie, nur Kopieren erhalten
2. Subcortic. sensorische Aphasie	⊖	+	⊖	⊖	
3. Transcortic. sensorische Aphasie (*Amnesia verbalis*)	⊖	+	+	+ echte Paraphasie	Paragraphie; meist, aber nicht notwendig verbunden mit Alexie
4. Corticale motorische Aphasie	+	⊖	⊖	⊖	Lesen erheblich gestört, sekund. Agraphie, Angabe der Silbenzahl des beabsichtigten Wortes nicht möglich
5. Subcorticale motorische Aphasie	+	⊖	⊖	⊖	Lesen, Schreiben, Angabe der Silbenzahl des beabsichtigten Wortes möglich
6. Transcortic. motorische Aphasie	+	⊖	+	⊖	Willkürliches Schreiben aufgehoben; Kopieren Diktatschreiben, Lautlesen erhalten
7. Leitungs- oder Verbindungsaphasie	+	+ paraphasisch	+ paraphasisch, auf Umwegen	+	Von Monakow bestritten. Erhebliche sekund. Störung des Lesens und Schreibens

Schema IV.

Schema der Sprachzentren und der Aphasien.

Sensorisch		Motorisch	
Bezeichnung der Nervenzentren	Bezeichnung der Ausfallserscheinungen	Bezeichnung der Ausfallserscheinungen	Bezeichnung der Nervenzentren
A_{III} Mnestisches sensor. Sprachzentrum nach Henschen (Zentr. d. Gedächtn. f. Wortklangbilder)	Akustisch-amnestische oder transcorticale sensorische Aphasie	Motorisch-amnestische oder transcort. motorische Aphasie	Ph_{III} Mnestisches motorisches Sprachzentrum (Zentrum des Gedächtnisses f. Wortbewegungsbilder)
A_{II} Sensor. oder gnostisches Sprachzentrum nach Wernicke (Wortklangbildzentrum)	Corticale sensor. (akustische) Aphasie	Corticale motor. Aphasie (Sprachlähm.)	Ph_{II} Motor. oder artikulator. Sprachzentrum nach Broca (Wortbewegungsbildzentrum)
	Subcorticale sensor. Aphasie	Subcorticale motor. Aphasie	
A_{I} Hörsphäre	Rindentaubheit	Rindenlähmung v. Mund, Zunge, Kehlkopf	Ph_{I} Mund-Zungen-Kehlkopfzentrum
Hörleitung			Stabkranz zu den motor. Hirnnervenkernen: gesonderte Sprachbahn
Analog:			
Mnestisches sensorisches Musikzentrum (Zentrum des Gedächtnisses für Tonbilder)	Akustisch-amnestische Amusie	Motorisch-amnestische Amusie	Mnest.-motor. Musikzentrum (Zentrum des Gedächtnisses für musikalische Bewegungsbilder)
Sensorisches oder gnostisches Musikzentrum (Tonbildzentrum)	Sensorische (akustische) Amusie	Motorische Amusie	Motorisches Musikzentrum (Zentrum für musikalische Bewegungsbilder)

Psych. **24**, 83, 1900; **34**, Heft 2. — Heubner (transcort. sensor. Aph.), Schmidts JB. f. prakt. Med. 1889, S. 220. — Hitzig (sensor. Aphasie), Arch. f. Psych. **15**, 274, 1884. — H. Jackson, Brain **1**, 311 u. **2**, 209. — Kahler u. A. Pick (sens. Aphasie), Prager Vierteljahrsschr. f. Heilkde. 1879. — Klinke, Allgem. Zeitschr. f. Psych. **49** (1893). — Kußmaul, Die Störungen der Sprache 1877, 2. Aufl., 1885. Ziemßens Handbuch **14**. — Laqueur (sens. A.), N. Zentralbl. 1888, S. 337. — Larionow, Russ. Arch. f. Psych. 1898, Nr. 7—12 (zus.). — Lichtheim, Brain **7**,

447, 1885; Arch. f. klin. Med. **36**, 222. — Liepmann (Apraxie), N. Zentralbl. 1900, S. 393 u. Berl. klin. Wochenschr. 1900; Monatsschr. f. Psych. **8**, 129; (Sprachtaubheit) Psychiatr. Abh. Heft 7/8, Breslau 1898. — Löwenfeld (amnest. Aph.), Zeitschr. f. Nervenheilk. 1892, S. 29. — Luciani und Seppilli (20 Fälle sensor. Aph. bis 1886), Lok. i. d. Großhirnrinde (zus.). Übers. 1886. — Malachowski, Volk. S. klin. Vorträge. Nr. 324, 1888 (zus.). — P. Marie (Charcots Lehren über Aphasie u. Agraphie), Progr. méd. 1888, Nr. 5. — Mendel (Worttaubheit), Arch. f. Physiol. 1899, S. 185. — Merkens (sens. Aph.), Zeitschr. f. klin. Chirurg., Heft 5/6, 1901. — Mills (Anomie), Journ. of nerv. and ment. dis. **20**, 1895. — Mingazzini (Lok. d. Aph.), Riv. sperim. **3** (3), 1893. — Mirallié, De l'aphasie sensorielle. Thèse, Paris 1896. — Moeli (opt. Aphasie), Berlin. klin. Wochenschr. 1890, S. 377 u. 1891, Nr. 48 u. 49 (zus.); Allg. Zeitschr. f. Psych. **48**, 484. — Naunyn, VI. Kongr. f. innere Med., Wiesbaden 1887 (zus.). — A. Netter, La parole intérieure et l'âme. Paris 1892. — A. Pick, JB. f. Psych. **8**, 161, 1888; Zeitschr. f. Psychol. d. Sinnesorg. **3**, 48, 1892; (transcort. Aph.) N. Zentralbl. 1890, S. 646; Arch. f. Psych. **23**, 896, 1892; **28**, 1, 1894; **32**, 687; Zeitschr. f. Heilkunde 1902, Heft 2; Wien. klin. Wochenschr. 1903, S. 1049; Studien über motor. Apraxie. Wien 1904. — A. Pfleiderer (Monophasie), Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilk. 1892, Nr. 11 u. 12. — A. Pitres, L'aphasie amnesique. Paris 1898. — S. Popoff (amnest. Aphasie), Neurol. Zentralbl. 1904, S. 106. — Quensel (amnest. Aphasie), N. Zentralbl. 1903, Nr. 23; Übers. sens. Aphasie. D. J. Leipzig 1896. — P. Raymond (Insel u. Aphasie), Gaz. des hôp. 1890, p. 649. — Regnaud, Origine et philosophie du langage. Paris 1888. — Rosenberger (Aphasie u. Amimie), Arch. f. Chir. **40**, 823, 1890. — Rosenfeld (opt. Aph.), N. Zentralbl. 1901, S. 395. — J. Roß, On aphasia. London 1887. — Rouillard (Amnesien), Gaz. des hôp. 1892, p. 509. — H. Sachs, Vortr. über Bau und Tätigkeit des Gehirns und die Lehre von der Aphasie und Seelenblindheit. Breslau 1893. — Shaw (sens. Aphasie), Brain 1893, p. 492. — Sigaud (Amnesia verbalis), Progr. méd. 1887. — Sommer, Zur Psychol. d. Sprache. Zeitschr. f. Psych. u. Phys. d. Sinnesorg. **2**, 143, 1891. — M. A. Starr (sensor. Aph.), Brain **12**, 82, 1889. — Storch, Monatsschr. f. Psychiat. u. Neurol. **13**, 321, 597, 1903. — Treitel (Sprachstörung und Sprachentwickelung), Arch. f. Psychiat. **24**, 2, 1893; Über Aphasie im Kindesalter, Volkmanns Samml. klin. Vortr. Nr. 64, 1893. — Veraguth (sensor. Aph.), Zeitschr. f. Nervenheilk. 1900, Heft 3/4. — Wernicke, Der aphasische Symptomenkomplex, Breslau 1874; Ges. Aufsätze; D. med. Wochenschr. 1890, S. 445; Grundz. d. Psychiatrie, 1894; Arb. a. d. psych. Klinik Breslau, 1895, Heft 2; Der aphasische Symptomenkomplex. Deutsche Klinik. Wien 1903. — Wyllie, Edinburgh med. Journ. 1891, p. 289 (z.); Disorders of speech. Edinburg 1894. — Wysmann, D. Arch. f. klin. Med. **47**, 27, 1890. — Zaufal u. A. Pick (opt. Aphasie), Prag. med. Wochenschr. 1896, S. 48. — F. Ziehl (sens. Aphasie), Zeitschr. f. Nervenheilk. 1896, S. 259. — S. auch die Lehrbücher von Gowers, Leube; Monakow, Gehirnpathologie, 2. Aufl., Wien 1904; Oppenheim, Lehrb. d. Nervenkrankheiten, 4. Aufl., Berlin 1904; Sahli, Lehrb. d. klin. Diagnostik, 4. Aufl., Wien 1904.

2. Analyse und Lokalisation der Schreib- und Lesefunktion.

Mit der Sprachfunktion steht die Fähigkeit zu schreiben und zu lesen in engstem Zusammenhang. Dementsprechend bedingt auch Aphasie an sich schon eine sekundäre Beeinträchtigung der beiden genannten Funktionen[1];

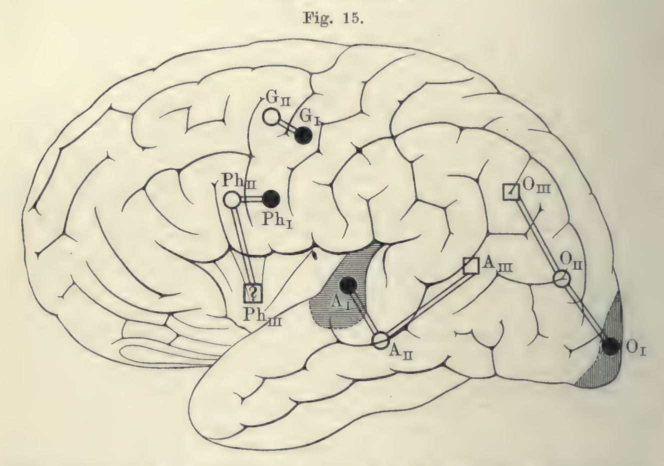
---

[1] Läsionen des sensorischen oder des motorischen Sprachzentrums oder ihrer Verbindung (in Schema II und III *a*, *b*, *a*—*b*, *a*—*C*—*b*) beeinträchtigen stets das Lesen, und zwar das Lautlesen und das Schriftverständnis, sowie das Schreiben, und zwar das Spontanschreiben und das Diktatschreiben. Läsionen des Schreibbogens $\mu\ \alpha\ \beta\ \nu$ (in Schema IV) beeinträchtigen das mechanische Kopieren. Lokale Zerstörung im Schreibbogen und in seinen Verbindungen mit dem zentralen Sprachapparat bedingen die selbständigen oder isolierten Alexien und Agraphien, unter denen eine

doch kommen auch selbständige Störungen vor, welche man als Alexien und Agraphien bezeichnet. Aus den bezüglichen Erfahrungen läßt sich etwa folgendes schematisches Bild der zentralen Apparate des Lesens und Schreibens, sowie ihrer Beziehungen zum zentralen Sprachapparat ableiten. (Die Lokaldiagnose jener Störungen ist allerdings durch jene komplizierten Beziehungen sehr erschwert[1]). Der Sehsphäre ist neben anderen sekundären optischen Zentren ein Lesezentrum oder Schriftbildzentrum (Déjerine, Mirallié, Collins, Thomas) angegliedert, dem sich wieder ein Gedächtniszentrum anschließen mag. Das letztere dürfen wir de norma in der linken Hemisphäre, bei

Lokalisation der Zentren für Sprechen, Lesen, Schreiben in der Hirnrinde des Menschen.
(Umriß nach Flechsig.)

Fig. 15.



Linkshändern in der rechten (H. Köster, A. Pick, Touche), und zwar nach Henschen in den hinteren, oberen Partien des *Gyrus angularis* vermuten, das erstere wohl zwischen dieser Stelle und dem an der *Fissura calcarina* gelegenen primären Sehzentrum. Quensel bezeichnet hierfür speziell den

literale und eine verbale Form unterschieden werden kann (nach Sahli, 3. Aufl., S. 848—849). Reine Fälle von Alexie ohne die gewöhnliche Kombination mit amnestischer Aphasie hat u. a. Bastian beschrieben.

[1]) Nach Broadbent, Wernicke, Grashey soll das Lesen und Schreiben stets buchstabierend erfolgen, also für jeden Buchstaben der Reihe nach in Aktion treten: das sensorische Sprachzentrum (Klangbild des Buchstabens), weiterhin das motorische Sprachzentrum (Bewegungsvorstellung des gesprochenen Buchstabens), das Lesezentrum (Schriftbild des Buchstabens), und endlich das Schreibzentrum (Bewegungsvorstellung des geschriebenen Buchstabens). Speziell Sahli (3. Aufl., S. 848) hat darauf hingewiesen, daß der Geübte wohl nicht mehr buchstabierend, sondern gewissermaßen „hieroglyphisch", d. h. unter Verwertung des Wortbildes als eines Ganzen liest und schreibt, ohne jedoch vom Buchstabierapparat völlig unabhängig zu werden.

unteren und hinteren Teil des *Gyrus angularis*, Beevor und Horsley allgemein den *Gyrus angularis*. Déjerine verlegt das sog. Buchstabenzentrum in den *Gyrus angularis*[1]). Es ist ohne weiteres begreiflich, daß tiefer reichende Herde, infolge des Mitbetreffens der Sehstrahlung, Hemianopsie machen können (vgl. oben). Niessl-Mayendorff betrachtet die Alexie und Seelenblindheit als Folgen einer Läsion des Maculabündels im dorsalen Anteile der zentralen Sehbahn linkerseits, welcher der Rinde des *Gyrus angularis* zunächst gelegen ist.

Schema V.

Schema der Lese- und Schreibzentren, sowie der Alexien und Agraphien.

Sensorisch		Motorisch	
Bezeichnung der Nervenzentren	Bezeichnung der Ausfallserscheinungen	Bezeichnung der Ausfallserscheinungen	Bezeichnung der Nervenzentren
O_{III} Mnestisches Lesezentrum (Zentrum des Gedächtnisses für optische Schriftbilder)	Amnestische oder transcorticale Alexie	Amnestische oder transcorticale Agraphie	G_{III} Mnestisches Schreibzentrum (Zentrum des Gedächtnisses für Schriftbewegungsbilder)
O_{II} Sensorisches oder gnostisches Lesezentrum (sensor. Schriftbildzentrum)	Corticale Alexie (Seelenblindheit für Schrift)	Corticale Agraphie (Schreiblähmung)	G_{II} Motorisches Schreibzentrum nach Exner u. Charcot (Schriftbewegungsbildzentrum)
	Subcorticale Alexie	Subcorticale Agraphie	
O_{I} Sehsphäre	Rindenblindheit	Rindenlähmung von Arm und Fingern	G_{I} Arm und Fingerzentren corticospinaler Stabkranz
Sehleitung	↑	↓	

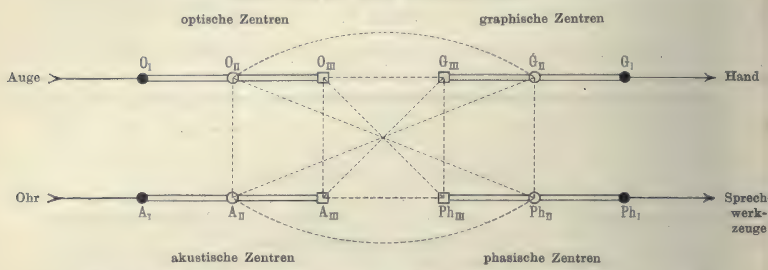
Den primären Arm- und Fingerzentren in der vorderen Zentralwindung erscheint ein besonderes motorisches Schreibzentrum übergeordnet, dem sich wieder ein Gedächtniszentrum anschließen mag, welches Arnaud zugleich als „kinästhetisch" dem „motorischen" Schreibzentrum gegenüberstellt. Ein

[1]) Wilbrand, Bruns, Redlich betrachten die Alexie als Folge der Unterbrechung der Assoziationsbahn beider Hinterhauptslappen zum Sprachzentrum; Wernicke und Monakow als Folge der Läsion eines direkten langen Assoziationssystems zwischen Seh- und Hörsphäre, des sog. *Fasciculus longitudinalis inferior*, den jedoch Flechsig als den basalen Teil der primären Sehstrahlung erwiesen hat.

besonderes Rindenfeld für die Schriftbewegungsbilder des Armes[1]) haben zuerst Exner, Charcot, Pitres, Ladame aus Fällen von corticaler Agraphie (reine Fälle beschrieben Pitres, A. Pick, Wernicke, Popoff u. a.) erschlossen und in den Fuß der zweiten Stirnwindung lokalisiert, also gerade

Schema VI.

Schema des zentralen Apparates für die Sprache, für Lesen und Schreiben.



O_I Primäres optisches Zentrum = Sehsphäre (Lippen der *Fiss. calcarina*, Hun-Henschen).

O_{II} Sekundäres optisches Zentrum = Lesezentrum, *centre visuel des mots* nach Charcot (hinterer unterer Teil des *Gyr. angularis*, Quensel).

O_{III} Tertiäres optisches Zentrum = Lesegedächtniszentrum (hinterer oberer Teil des *Gyr. angularis*, Henschen).

A_I Primäres akustisches Zentrum = Hörsphäre (temporale Querwindung, Flechsig).

A_{II} Sekundäres akustisches Zentrum = sensorisches Sprachzentrum, *centre auditif des mots* nach Charcot (hinterer Teil der ersten Schläfenwindung, Wernicke).

A_{III} Tertiäres akustisches Zentrum = Sprachgedächtniszentrum (vorderer unterer Teil des *Gyr. angularis*, Henschen).

G_I Primäres graphisches Zentrum = Handzentrum (Mitte der vorderen Zentralwindung).

G_{II} Sekundäres graphisches Zentrum = Schreibzentrum, *centre moteur du langage écrit* nach Charcot (Fuß der zweiten Stirnwindung, Exner-Charcot).

G_{III} Tertiäres graphisches Zentrum = motorisches Schreibgedächtniszentrum (Arnaud).

Ph_I Primäres phasisches Zentrum = Sprechmuskelzentrum (unterer Teil der vorderen Zentralwindung).

Ph_{II} Sekundäres phasisches Zentrum = motorisches Sprachzentrum, *centre moteur de l'articulation des mots* nach Charcot (Fuß der dritten Stirnwindung, Broca).

Ph_{III} Tertiäres phasisches Zentrum = motorisches Sprachgedächtniszentrum (Arnaud — etwa in der Insel?).

nach vorn von dem allgemeinen Zentrum der Arm- und Fingerbewegung in der Mitte der vorderen Zentralwindung. Nach Flechsigs Befund, demzufolge jene Rindenstelle des Stabkranzes entbehrt, ist zu vermuten, daß sie gleich

[1]) Allerdings ist die Fähigkeit, Schreibbewegungen auszuführen, nicht an Arm und Hand geknüpft, da wir auch mit dem Ellbogen, dem Fuße oder der Nase schreiben können (Sahli, 3. Aufl., S. 847); das Schreibzentrum kann augenscheinlich auch auf die anderen bezüglichen Zentren in der vorderen Zentralwindung einwirken.

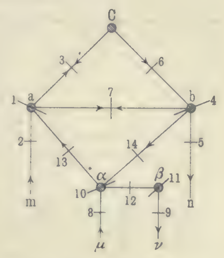
der Brocaschen Stelle erst durch Vermittelung der benachbarten primären Bewegungszentren — ev. durch eine besondere Gruppe der davon abgehenden Stabkranzfasern (vgl. die Sprachbahn) — auf die Muskeln des Armes und der Hand wirkt[1]).

Die Zentren und Bahnen der Schrift stehen gleich jenen der Sprache nicht bloß unter dem Einflusse optischer Eindrücke, sondern ebenso unter dem akustischer und taktiler. Die rein schematische Übersicht ist nach dem bezüglich der Sprachzentren Bemerkten ohne weiteres verständlich. — Endlich seien die optischen und akustischen Zentren und Bahnen unter Weglassung jener der anderen Sinne, speziell des Tastsinnes, mit den graphischen und phasischen zu vorstehenden Schemata kombiniert (siehe S. 121, 122).

Schema VII.

Schema des gesamten zentralen Sprachapparates mit Einschluß des Lesens und Schreibens (nach Wernicke und Lichtheim).

Nach Sahli, (3. Aufl.), S. 847.
Komplizierter Sprachbogen mit Begriffsassoziation ($m\ a\ b\ n + a\ C\ b$) und Schreibbogen ($\mu\ \alpha\ \beta\ \nu$).



- α Lesezentrum oder Schriftbildzentrum ($= O_{II}$ sekundäres optisches Zentrum).
- $\mu = O_I$ Primäres optisches Zentrum, Sehsphäre.
- β Motorisches Schreibzentrum ($= G_{II}$ sekundäres graphisches Zentrum).
- ν Motorische Leitung zu Hand und Fingern (Schreibbahn).

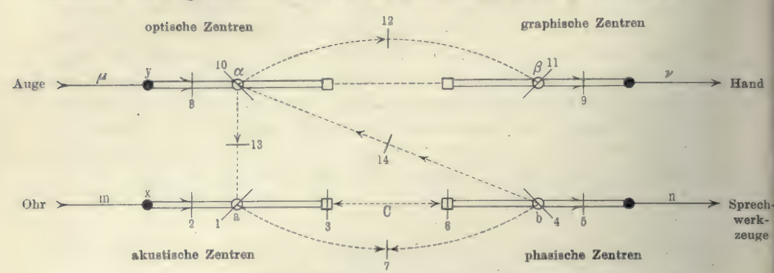
Es sei daran geschlossen das Schema des gesamten zentralen Sprachapparates mit Einschluß des Lesens und Schreibens, wie es Wernicke und Lichtheim aufgestellt haben. Zum Vergleiche damit sei schließlich das frühere Schema teilweise wiederholt, und zwar mit den gleichen Indices und Zahlen (siehe Schema VII u. VIII a. f. S.)

A. Adler (Alexie), Berlin. klin. Wochenschr. 1890, S. 356. — Amidon, Journ. of nerv. and ment. dis. 1884, p. 435; Neurol. Zentralbl. 1885, S. 46. — Beevor u. Horsley (Alexie), Lancet 1891, p. 1225. — Berkhan (Alexie u. amnest. Aphasie, *Gyr. ang. sin.*), Arch. f. Psychiat. **23**, 558, 1891. — Berlin u. A. Nieden, Eine besondere Art der Wortblindheit (Dyslexie oder Lesescheu), Wiesbaden 1887; Arch. f. Aug. **17** (1887). — L. Bruns (Dyslexie), N. Zentralbl. 1888, S. 68. — Brissaud, Nouvelle iconographie de la Salpétrière 1902, Nr. 4. — Cramer, Arch. f. Psychiat. **22**, 141. — Charcot u. Dutil (Lok. d. Agraphie), Mém. soc. biol. 1893, p. 129. — Déjerine (Agraphie bei Aphasien), Mém. soc. de biol. 1891, p. 97. — Deschamps, La philosophie de l'écriture. Paris 1892. — Gardinier (reine mot. Agraphie), Am. Journ. of Med. sc., Sept. 1903. — Geuner (Alexie), N. Zentralbl. 1893, S. 193. — Goldscheider u. Müller (Lesen), Zeitschr. f. klin. Med. **23**. — Heilly und Chantemesse, Progrès med. 1883, Nr. 2. — Henschen, Beiträge zur Pathologie des Gehirns. Upsala I, 1890. — Hinshelwood (Wortblindheit), Lancet 1895, 21. Dez. — Landolt (*Cécité verbale*), Dondersfestschrift, Amsterdam 1888. —

[1]) Der motorischen Agraphie ist der isolierte Verlust der Handbewegungen für die Zeichensprache bei Taubstummen vergleichbar (Grasset).

Schema VIII.

Schema des gesamten zentralen Sprachapparates (modifiziert).



Anm. Nach Sahli, 3. Aufl., S. 849 bis 850 und Oppenheim, 3. Aufl., S. 641; bezüglich 1 bis 7 siehe Anm. oben S. 117.

	Lesen von Buchstaben und Worten	Schreiben von Buchstaben und Worten	Mechanisches Kopieren	Bemerkungen
8. Subcorticale Alexie	⊖	+	⊖	Spontan- und Diktatschreiben erhalten
9. Subcorticale Agraphie	+	⊖	⊖	
10. Corticale Alexie . .	⊖	⊖	⊖	Nicht notwendig mit Worttaubheit kombiniert
11. Corticale Agraphie .	+	⊖	⊖	
12. Leitungs- oder Verbindungsagraphie	+	⊖	⊖	
13. Transcorticale Alexie	⊖	+	+	
(*Cécité verbale centrale* nach Déjerine)	⊖	⊖	+	
14. Transcorticale Agraphie	+	⊖	+	

Leube (Alexie) Münch. med. Wochenschr. 1890, S. 176. — Löwenfeld (zentr. Vorgänge beim Lesen und Schreiben), Zeitschr. f. Nervenheilk. **2**, 1, 1891. — Mirallié (mot. Agraphie), Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 250; cf. Déjerine, ebenda, p. 252. — Monakow (Alexie), Korr.-Bl. f. Schweizer Ärzte 1889, S. 433; Arch. f. Psychiat. **23**, 609, 1891. — Niessl-Mayendorff (Seelenblindheit u. Alexie), Verh. d. 21. Kongr. f. inn. Med. 1904, S. 510; vgl. auch Arch. f. Psychiat. **37**, H. 2, 1, 1903, ebenda 1905. — A. Pick (Dyslexie), N. Zentralbl. **10**, 130. — Redlich (Alexie), JB. f. Psych. **13**, 241, 1894. — Derselbe (subcort. Alexie), Arb. a. d. Inst. Obersteiner **3**, 1 u. 1902, Heft 3. — Reinhard, Arch. f. Psychiat. **17** u. **18**. — Rosa (Zentr. u. Bahnen d. Schrift), Zentralbl. f. Nervenheilk. 1898, S. 65. — Sérieux (Agraphie), Mém. soc. biol. 1891, p. 195; 1892, p. 13. — Sommer, Zeitschr. f. Psych. d. Sinnesorg. **5**, 305, 1893; SB. d. Würzb. med. Gesellsch. 1893, S. 24. — Storch (reine

Alexie), Monatsschr. f. Psychiat. u. Neurol. 13, 499, 1903. — A. Thomas und J. Ch. Roux (Lesen u. Schreiben bei Aphasie), Compt. rend. soc. biol. 1896, p. 210. — Wernicke (isol. literale Agraphie), Monatsschr. f. Psych. u. Neur. 1903, S. 241. — Wolff, Allg. Zeitschr. f. Psychiatr. 60, 509, 1903 (Alexie ohne Agraphie und ohne sensor. Aphasie).

3. Analyse und Lokalisation der musikalischen Fähigkeiten.

Die musikalischen Fähigkeiten besitzen nach ihrer sensorischen wie motorischen Seite hin eine weitgehende Selbständigkeit gegenüber der Sprachfunktion (Kußmaul). Das Verständnis und Gedächtnis für Töne und das Verständnis für Sprachlaute können gesondert geschädigt werden und erscheinen demnach getrennt lokalisiert, wenn sich auch Aphasie und Amusie häufig kombinieren (Wallaschek, Edgren, Lasègue, Oppenheim, Frankl-Hochwart, Larionow). Analog den Sprachzentren lassen sich sensorische und motorische Musikzentren vermuten, nämlich an akustischen ein gnostisches Zentrum in der vorderen Hälfte der ersten und zweiten Schläfenwindung, also nach vorn vom Wernickeschen Sprachzentrum (Edgren, Probst), ebenso ein mnestisches Zentrum. An optischen Zentren ist ein solches für Notenlesen, welches bei Buchstabenalexie intakt sein kann (Oppenheim) und dessen isolierte Zerstörung musikalische Alexie bewirkt (Ballet), sowie ein mnestisches anzunehmen. Andererseits sind Aktionszentren vor den entsprechenden, in der vorderen Zentralwindung gelegenen primären motorischen Zentren zu vermuten — also ein Zentrum für musikalische Handbewegung im Fuße der zweiten Stirnwindung, bald rechts, bald links gelegen (Mann, Probst), für musikalische Mundbewegung etwas unterhalb, endlich auch mnestische motorische Zentren. Fälle von sensorischer Amusie (Brazier, Lichtheim) und motorischer Amusie, z. B. die Trompeterlähmung Charcots, dienen diesen Hypothesen als Stütze.

F. Alt, Psych. Taubheit. Wien. klin. Rundschau 1900, S. 225. — Brazier (Amusie u. Aphasie), Rev. philos. 17, 337, 1892. — Cantalamessa, Boll. delle clin. 8, 524, 1891. — Edgren, D. Zeitschr. f. Nervenheilk. 1894, S. 1. — Frankl-Hochwart, ebenda 1891, S. 283. — Heller (psych. Taubheit), Wien. kl. Wochenschrift 1896, S. 755. — Kast, Musik. Störungen bei Aphasie, N. Zentralbl. 1888, S. 430. — Knoblauch, D. Arch. f. klin. Med. 43, 332, 1888; Brain 1890, p. 317 (Schema der Musikzentren nach Lichtheims Sprachschema). — Larionow, Neur. Wiest. 4 (1898). — Mingazzini, D. Zeitschr. f. N. H. K. 19, 27. — Oppenheim, Charité Ann. 1888, S. 345. — M. Probst, Arch. f. Psych. 1899, S. 387; Monatsschr. f. Psych. 1902, Heft 5. — Taine, Le langage et la musique. Paris 1884. — Wallaschek, Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. 6, 8, 1893.

4. Lokalisation der Gesichtsvorstellungen — Seelenblindheit.

Bereits die Störungen des Verständnisses und des Gedächtnisses für Schrifteindrücke, also die Alexien, stellen nur spezielle Formen des als Seelenblindheit bezeichneten Zustandes dar, ebenso wie die sensorischen Aphasien Spezialformen der Seelentaubheit sind. Sie weisen auf die Existenz besonderer gnostischer und mnestischer Zentren für die Schrift hin, doch wurden sie wegen ihrer besonderen Natur und ihrer engen Beziehung zu den Sprach- und Schreibstörungen bereits früher für sich behandelt. Hier sei die Lokalisation der übrigen Gesichtsvorstellungen erörtert, wie sie aus dem Vorkommen

von Seelenblindheit bei umschriebenen Hirnläsionen zu erschließen ist. Bei diesem Nichterkennen gesehener Gegenstände sieht der Patient sozusagen nur mehr mit den Augen, nicht mit dem Gehirn (Wilbrand). Es kommen dafür durchweg beide Hemisphären in Betracht, nicht wie für die Alexien bloß die linke. Allgemeine Seelenblindheit findet sich daher nur bei doppelseitigen Herden (Wernicke) und ist häufig mit Hemianopsie, speziell mit hemianopischer Farbenblindheit (F. Müller) kombiniert, was auf Mitläsion des primären Sehzentrums der einen Seite oder seiner Strahlung hinweist. Es fehlt nicht an klinischen Beobachtungen über partielle Seelenblindheit, d. h. Verlust des Verständnisses und Gedächtnisses für bestimmte Gesichtseindrücke. Die genannten Störungen erscheinen bedingt durch Herde in der weiteren Umgebung der *Fissura calcarina*, speziell auf der Konvexität (F. Müller, Wilbrand); die sekundären oder gnostischen optischen Zentren sind wohl überhaupt in den Randzonen der Sehsphäre zu suchen. Analog wie für die Schriftbilder scheinen auch für die übrigen Gesichtseindrücke bis zu einem gewissen Grade gesonderte gnostische und mnestische Zentren zu bestehen, da Seelenblindheit mit oder ohne Verlust der optischen Erinnerungsbilder (F. Müller — corticale Seelenblindheit nach Lissauer und Claparède), sowie einfache optische Amnesie (transcorticale Seelenblindheit nach Lissauer und Claparède) vorkommt. — Exner, Sachs, A. Pick, Anton haben aus klinischen Fällen, speziell aus solchen mit Störung der Tiefenlokalisation geschlossen, daß der Parietalregion eine Beziehung zum optischen Lokalisieren zukommt. Touche beschrieb Verlust des Ortsgedächtnisses bei Zerstörung der linken *Lobus fusiformis.*

Anton, Wien. klin. Wochenschr. 1899, Nr. 48. — Binet, Rev. philos. **13**, 481, 1888. — Déjerine u. Vialet, Compt. rend. soc. biol. 1893, p. 983. — C. S. Freund (Aphasie u. Seelenblindheit), Zentralbl. f. Nervenheilk. 1888, S. 225; Allg. Zeitschr. f. Psychiat. **44**, 661, 1888. — Liepmann, Neurol. Zentralbl. 1902, S. 86. — Lissauer, Arch. f. Psychiat. **21**, 222. — F. Müller, Arch. f. Psych. **24**, 856, 1893. — A. Pick, Zentralbl. f. Physiol. 1897, S. 694 u. Neur. Zentralbl. 1901, S. 338, Beitr. z. Path. u. path. Anat. des Zentralnervensystems, Berlin 1898, S. 185. — Steffan, Wien. klin. Wochenschr. 1897, S. 643. — Touche, Compt. rend. soc. biol. 1901, p. 575. — Wilbrand, Die Seelenblindheit als Herderscheinung und ihre Beziehungen zur homonym. Hemianopsie, zur Alexie und Agraphie, Wiesbaden 1887.

5. Beziehungen bestimmter Hirnteile zur Intelligenz.

Als Abschluß der Lokalisationsdaten, welche sich aus Defekten höherer psychischer Funktionen beim Menschen ergeben, sei in Kürze die pathologische Physiologie des Stirnhirns erörtert. Schon ältere klinische Beobachter [1]) waren geneigt, demselben eine besondere Beziehung zum Intellekt zuzuschreiben (vgl. auch oben die Experimente von Goltz, Ferrier, Lussana u. a.). Es verlaufen zwar sehr viele Hirntumoren von ganz verschiedenem Sitze mit psychopathologischen Erscheinungen, speziell mit dem allgemeinen Symptome „Benommenheit" (nach P. Schusters Übersicht von 775 Fällen 50 bis 60 Proz.), doch gilt dies von Geschwülsten des Stirnhirns ganz vorzugsweise, ebenso von jenen der Hypophysis und des Balkens im Gegensatz

---

[1]) Siehe bezügliche Nachweise bei H. Munk, G. M. **11**, 142 ff., ebenso bei Bergmann, Oppenheim, Devec-Courmont.

zu den Tumoren der Zentral- und Occipitalregion. Speziell erinnern hierbei die Folgen an Paralyse, vielfach werden als Symptome Störung der Merkfähigkeit und des Zeitbewußtseins, Witzelsucht, Charakterveränderung, Blödsinn mit heiterer Erregung (Moria oder Hypomanie) angegeben. — Daß an somatischen Störungen bei Stirnhirntumoren speziell solche des Gleichgewichtes, des Aufrechtstehens und Gehens, sowie Verkrümmung der Hals- und Rückenwirbelsäule beobachtet werden (Welt, Bruns, Hoeniger, Zacher), ist begreiflich, da in der ersten Stirnwindung wahrscheinlich das Rumpfmuskelzentrum gelegen ist (Bruns). Außerdem wurden mehrfach Pupillenstörungen angegeben (Tambroni u. Obici).

H. Munk erklärt — meines Erachtens mit Unrecht — auch beim Menschen den ganzen Stirnlappen im engeren Sinne als Rumpfregion. Er bestreitet überhaupt, daß es neben und zwischen den Sinnessphären noch besondere Rindengebiete für die höheren psychischen Funktionen gäbe. — Allerdings ist mit Flechsig (1904, S. 232) zuzugeben, daß die Stirnpolregion bzw. das frontale Assoziationszentrum bisher allen Versuchen trotzt, seine funktionelle Stellung klar zu formulieren.

Auch bei Läsion des Scheitelhirns sind nicht selten psychische Störungen kombiniert mit Alexie, optisch-akustischer Amnesie, sowie Hemianopsie beobachtet worden (unter anderen von Erbslöh).

Endlich wurde auch versucht, aus Besonderheiten, welche sich an Gehirnen hervorragender, zumal nach einer bestimmten Richtung hin begabter Menschen vorfanden, Schlüsse zu ziehen auf die Lokalisation einzelner höherer psychischer Funktionen. So betonte Retzius die starke Entwickelung des *Gyrus angularis* (parietales Assoziationszentrum, speziell mnestisch-optisches Zentrum) am Gehirn des Astronomen Gyldén. Einen analogen Befund (vgl. die Lokalisation des mnestischen akustischen Zentrums) erhob Guzmann am Gehirn eines Violinvirtuosen [1]). — Moebius brachte eine starke Entwickelung der Stirnecke des Schädels bzw. der basal-lateralen Partie des Stirnhirnpoles in Zusammenhang mit der Anlage zur Mathematik. — Am Gehirn von Helmholtz waren alle Terminalgebiete oder Assoziationszentren hervorragend ausgebildet, speziell galt das vom Praecuneus und von der Rindenregion zwischen *Gyrus angularis* und *Gyrus temporalis superior* (Flechsig, Hansemann).

Flechsig (1904, S. 247) betont, daß die Größe der frontalen und parietalen Terminalgebiete innerhalb weiter Grenzen schwankt und dementsprechend auch die Schädelform. Dieselbe gestattet gemäß der genauen Deckung der Terminalgebiete Nr. 34 und 35 durch den Scheitel- und Stirnhöcker gewisse Rückschlüsse auf die Größe dieser Rindenfelder.

Bayerthal, Neur. Zentralbl. 1903, Nr. 12 u. 13. — J. S. Bolton, Brain **26**, 215, 1904. — Bruns, Berl. klin. Wochenschr. 1892, Nr. 7 und 1900, Nr. 25. — Clapham, Journ. of ment. science 1898, p. 290. — Colella, La psich. **2** (1891). — Donald, Journ. of ment. science 1902, p. 9. — Eberstaller, Das Stirnhirn, Wien 1890. — Erbslöh, Monatsschr. f. Psychiat. 1902, S. 161. — Flechsig, Ber.

[1]) Umgekehrt fand MacDonald das Stirnhirn und die vordere Hälfte des Scheitelhirns mißgebildet bei einem Idioten, Campbell beschrieb bei drei solchen Individuen Mikrogyrie des Stirn- und Scheitellappens neben guter Ausbildung der Sinnessphären.

d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904. — L. P. Friedrich, Zeitschr. f. Chirurg. 67 (1903). — Guzmann, Anat. Anz. 19, 239. — Hansemann, Zeitschr. f. Psychol. d. Sinnesorgane 20, 1, 1899. — Jastrowitz, Deutsch. med. Wochenschr. 1888, Nr. 5. — Jensen, Allg. Zeitschr. f. Psychiat. 44, 224, 1888. — Moebius, Arch. f. Psychiat. 1899, S. 1010 und Über die Anlage zur Mathematik, Leipzig 1900. — Monakow, Gehirnpathol., 1. Aufl., Wien 1897, S. 492. — H. Munk, G. M. 11, 147, 1882; Berl. Sitzungsber. 3, 1149, 1901. — Retzius, Biol. Unters. 8, 1, 1898. — Schuster, Psychische Störungen bei Hirntumoren, Stuttgart 1902. — Soury, Le syst. nerv. cent. 1899, p. 1009—1016. — Tambroni u. Obici, Riv. sperim. 1897. — Welt, D. Arch. f. klin. Med. 42, 339, 1888. — Zacher, Neur. Zentralbl. 20, 1074, 1901. — Zuckerkandl, Zentralbl. d. D. Ges. f. Anthropol. 20, 10, 1890.

Sechstes Kapitel.

Die tektonische und histologische Gliederung der Hirnrinde, zugleich Übersicht der Leitungsbahnen.

Das Ergebnis, zu welchem die Rindenreizung und Rindenläsion am Tier wie am Menschen geführt hat, die Erkenntnis einer spezifischen funktionellen Gliederung der Hirnrinde wird erhärtet und vervollständigt durch die Hirnanatomie. Neben der Morphologie des Hirn-Ganzen, welche hier außer Betracht bleibt, lehrt uns die Hirntektonik die einzelnen Teile des Großhirns, speziell seiner Oberfläche unterscheiden nach ihrer Beziehung zu den peripheren End- oder Aufnahmeapparaten, somit die Stätten voneinander sondern, an denen verschiedene Leitungsbahnen entspringen oder endigen. Zu diesem Behufe erweist sich das Studium des ausgebildeten normalen Gehirns wegen der Fülle und Vermischung der Faserzüge weniger geeignet, obwohl es speziell bei den einseitig differenzierten Gehirnen z. B. der osmatischen Tiere, der blinden Tiere, der Wassertiere mannigfache wertvolle Aufschlüsse geboten hat. Weit klarer ergibt sich Ursprung, Verlauf und Endigung der Fasersysteme, wenn einzelne derselben gewissermaßen eine natürliche Bezeichnung tragen. Eine solche wird dadurch gegeben, daß die einzelnen Fasergruppen zu recht verschiedener Zeit vor oder nach der Geburt ihre Markhülle erhalten, oder dadurch, daß eine Läsion an dem vom Zellleibe oder Perikaryon abgetrennten Faserteil Zerfall der Markscheide und der Fibrillen des Achsenzylinders veranlaßt, aber auch an dem anderen Faserstumpfe und in dem kernhaltigen Zellteile charakteristische Veränderungen hervorruft. In gleicher Weise läßt sich die indirekte, sekundäre oder tertiäre Atrophie der übrigen Neurone oder Systeme der lädierten Leitungsbahnen verwerten. Die angedeuteten Methoden: Flechsigs myelogenetische Methode oder „entwickelungsgeschichtliche Auto-Anatomie“, die Degenerationsmethoden Türks und Marchis, die Atrophiemethode Guddens und die chromatolytische Methode Nissls, welcher vielleicht die Fibrillenmethode Bethes zur Seite treten wird, haben im wesentlichen unsere bereits sehr detaillierten Kenntnisse von den Leitungsbahnen im Zentralnervensystem begründet. — Die Rindenhistologie fügt zur tektonischen Einteilung des Gehirns die Felderung der Rinde nach Form und Anordnung der Bauelemente, der Zellen wie der Nervenfasern.

A. Flechsigs Lehre von der myelogenetischen Felderung und der tektonischen Dualität der Großhirnrinde.

Vom Laufe der historischen Entwickelung unserer Kenntnisse abweichend, sei zunächst die Lehre Flechsigs dargestellt. Nach dieser läßt die Großhirnrinde eine Zusammensetzung aus Feldern von typischer Lage und Ausdehnung erkennen, deren Zufuhr- und Abfuhrsysteme sich in durchaus konstanter, gesetzmäßiger Reihenfolge mit Mark umhüllen, und zwar die gleichwertigen Elemente, also die Fasern desselben Systems, angenähert zur gleichen Zeit[1]). Aus diesem Verhalten, welches Flechsig als myelogenetisches Grundgesetz bezeichnet[2]), ergibt sich eine chronologische Gliederung in eine relativ große Anzahl von Feldern, von denen Flechsig definitiv 36 (ursprünglich 7, dann provisorisch 40) unterscheidet — jedoch mit dem Zusatze, daß manche davon eine noch feinere Aufteilung zulassen würde. Eine solche ist in der Flechsigschen Übersichtstafel durch Buchstabenindices an den Zahlen angedeutet. — Andererseits lassen sich die elementaren myelogenetischen Rindenfelder in zusammengesetzte Felder oder Zonen zusammenfassen, speziell die Felder 2, 2b, 2c = 5b, 8, 8b, 15a und 15 als Zentralzone, und zwar 2, 2b, 2c = 5b als Rolandosche Abteilung — 8, 8b, 15a, 15 als frontale Abteilung der Zentralzone (Flechsig). Die letztere liegt ihrer Hauptmasse nach auf der medialen Fläche der Hemisphäre. Die beiden Abteilungen haben angenähert gleiche Längenausdehnung und gleichen Flächeninhalt, die frontale empfängt auch an corticopetalen Fasern kaum erheblich weniger als die Rolandosche Abteilung[3]). Die Felder 4a, 4b, 10 (ev. noch 1, 3; kaum 11, 11b) lassen sich als hippocampische Zone zusammenfassen.

Diese Felder gestatten rein entwickelungsgeschichtlich — zunächst ohne Rücksicht auf die anatomischen Verhältnisse — eine chronologische Scheidung in drei Gruppen, nämlich in 12 Primordialgebiete (Feld 1 bis 12), welche vom siebenten Fötalmonat bis zur rechtzeitigen Geburt (bei Mädchen 52 cm Körperlänge) überwiegend oder zu einem erheblichen Teil markhaltig werden — in etwa 16 Intermediärgebiete (13 bis 28), welche sich von der Geburt bis zum Schlusse des ersten Lebensmonates[4]) entwickeln — in etwa acht (29 bis 36) oder sechs Terminal-

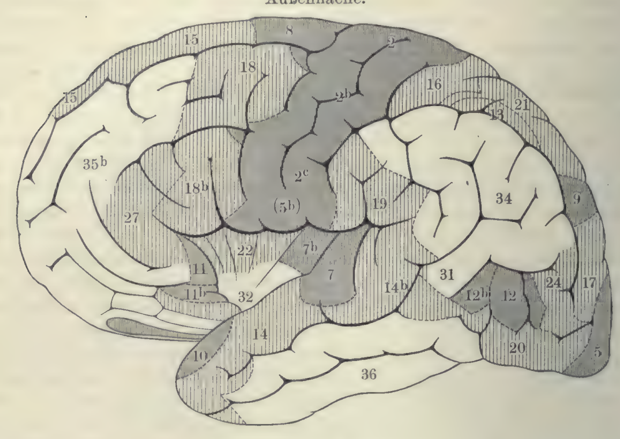
[1]) Die Ummarkung der gleichwertigen Elemente eines Rindenfeldes erfolgt nur zum Teil wirklich gleichzeitig, im übrigen rasch nacheinander innerhalb eines gewissen Zeitraumes (Flechsig, 1904, S. 102). Der Angabe Siemerlings, daß schon frühzeitig durch verstreute markhaltige Fasern eine Abgrenzung von Feldern unmöglich gemacht werde, widerspricht Flechsig entschieden (S. 62, 68). Flechsig hat seine Lehre auf ein höchst umfangreiches Material gegründet: es wurden die Gehirne von 58 menschlichen Föten und Neugeborenen bzw. Kindern, davon 22 Entwickelungsstufen bis zur rechtzeitigen Geburt, untersucht. — [2]) Dasselbe gilt ebenso wie für die Hirnrinde bzw. für die gesamten Projektions- wie Assoziationssysteme des Palliums auch für die subcorticalen Ganglien und Leitungen. So teilen sich der Sehhügel, ebenso die Kleinhirnrinde in myelogenetische Zonen (Flechsig, 1904, S. 214, 226). — [3]) Der Fuß der zweiten und dritten Stirnwindung (Brocasches Sprachzentrum und Exner-Charcots Schreibzentrum) gehört nach Flechsigs neueren Resultaten in der Hauptsache nicht zur Zentralzone und bleibt frei von regelmäßig angeordneten Stabkranzbündeln. — [4]) Näheres über den Begriff der Geburtsreife und den zweitgenannten Termin siehe bei Flechsig (1904, S. 63 bis 65, 70).

gebiete (nämlich 32, 33, 34, 35, 35 b, 36 [1]), welche erst nach Ablauf des ersten Monates mit der Markbildung beginnen, d. h. wenigstens regelmäßig geordnete markhaltige Fasern erhalten (Flechsig, 1904, S. 69). Gegen Ende des vierten Lebensmonates sind alle unterscheidbaren Faserzüge in ihren Stammfasern

Chronologische, myelogenetische Gliederung der menschlichen Großhirnrinde nach Flechsig.

Fig. 16.

Außenfläche.



Beschreibung zu Fig. 16 u. 17:

Primordialgebiete (1 bis 12) dunkel, Intermediärgebiete (13 bis 28) schraffiert, Terminalgebiete (29 bis 36) hell.
(Die Felder 25, 26, 28 bis 30 nicht besonders bezeichnet.)

Aufzählung nach Flechsig (1904, S. 65 bis 67):

1. *Lamina perforata anterior*, *Trigonum olfactorium.*
2. Oberes Drittel der hinteren Zentralwindung und (des hinteren Abhanges) der vorderen Zentralwindung, *Lobulus paracentralis.*
2b. Mittleres Drittel der hinteren Zentralwindung und (etwas später — des hinteren Abhanges) der vorderen Zentralwindung.
3. *Septum pellucidum* mit *Bandelette diagonale* (Broca), primäres Cingulum (Flechsig), corticopetale Fasern des *Fornix inferior.*
4a. *Uncus gyri hippocampi.*
4b. *Subiculum cornu Ammonis.*
5. Lippen der *Fissura calcarina* und *Polus occipitalis* bzw. *Gyrus descendens* und ein Teil der dritten Occipitalwindung.
5b = 2c. Unteres Drittel der hinteren Zentralwindung und (des hinteren Abhanges) der vorderen Zentralwindung.
6. Hintere Hälfte und untere Fläche des *Gyrus fornicatus*, *Fornix longus.*
7. Querwindung des Schläfenlappens.
7b (?). Obere Hälfte der ersten Inselwindung.
8. Fuß oder hinterstes Viertel der ersten Stirnwindung.
8b. Anstoßender mittlerer Teil des *Gyr. fornicatus* in ganzer Breite.
9. Oberer Abschnitt des Cuneus.
10. Innenfläche des Schläfenpoles.
11. Querwindung des Stirnlappens, orbitaler Teil der dritten Stirnwindung (Flechsig).
11b. Äußerer Teil der *Pars orbitalis* der dritten Stirnwindung.
12. *Gyrus subangularis* (Flechsig).
13. *Gyrus supraangularis* (Flechsig).
14. (ev. als 15 zu stellen, Flechsig, 1904, S. 75.) Erste Temporalwindung und Übergang von der ersten zur zweiten.
14b. Übergang der ersten Temporalwindung zum *Gyrus subangularis.*
15a. Vorderer Teil des *Gyrus fornicatus* zwischen 8b und Balkenknie.
15. Angrenzender Teil der ersten Stirnwindung: auf der medialen Fläche hintere Hälfte, auf der äußeren das zweite und dritte Viertel.
(Bezüglich 16 bis 36 s. Flechsig, 1904, S. 67 bis 69.)

[1]) Falls man nur das letzte Feld der Außen- und Innenfläche jedes einzelnen Lappens als Terminalgebiet bezeichnet.

markhaltig, das wirkliche Ende der Markbildung liegt jedoch erst im reifen Alter (Kaes). Das Nähere ist aus der Zeittafel zu ersehen (vgl. Fig. 16 u. 17).

Die angegebene rein entwickelungsgeschichtliche Oberflächengliederung ist nach Flechsig der Ausdruck einer gesetzmäßigen Differenzierung in Ensdtätten oder Ursprungsgegenden bestimmter Fasersysteme, d. h. Gruppen anatomisch gleichwertiger Neurone. Den Nachweis, daß die Ummarkung nach Fasersystemen fortschreitet, hat Flechsig bereits 1876 (und später) für

Fig. 17.

Innenfläche.

das Rückenmark und den Hirnstamm erbracht: der obige Satz bedeutet nur eine Ausdehnung seines myelogenetischen Grundgesetzes auf die Großhirnrinde. Entgegen dieser Anschauung betrachten O. u. C. Vogt, sowie C. v. Monakow die nach ihnen wenig regelmäßig erfolgende successive Ummarkung und Felderung als rein äußerlich. Nach Vogt soll die Entwickelungsfolge in erster Linie in Beziehung stehen zum Faserkaliber; die Markbildung soll von bestimmten Punkten aus (in den Primordialgebieten) einfach konzentrisch über die Oberfläche fortschreiten. Flechsig (1904, S. 59) betrachtet hingegen jenes Moment als ein durchaus nebensächliches; vielfach erhalten nämlich entgegen Vogt dünne Fasern früher ihr Mark als dicke, z. B. die Gollschen Stränge früher als die Pyramidenfasern. — Monakow vermutete mehr lokale Faktoren, speziell Verschiedenheiten der Vascularisation als Ursache für die zeitlichen Differenzen der Myelogenese. Demgegenüber betont Flechsig (speziell S. 60), daß die successive Entwickelung der Markscheide nach Fasersystemen erfolgt und einfach die Zeitfolge der ersten Anlage der Fasern durch Neuroblasten (W. His [1]) wiederholt (mit einzelnen Verspätungsausnahmen, z. B. bezüglich der vorderen Kommissur).

[1]) Vgl. dessen zusammenfassende Darstellung: Die Entwickelung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1903. (Die späteren Entwickelungsvorgänge vor der reifen Geburt sind hier nicht berührt.)

Neben der chronologischen Gliederung der Hirnrinde hat Flechsig eine anatomische oder tektonische erkannt, nämlich nach dem Verhältnis der Projektions- oder Stabkranzfasern und der Assoziations- oder Binnenfasern in den einzelnen myelogenetischen Rindenfeldern. Die Verbindungsweise mit der subcorticalen Region bzw. der Peripherie und mit anderen Rindengebieten gibt hier das Einteilungsprinzip ab; ergänzt wird dasselbe durch den Nachweis einer damit parallel gehenden Verschiedenheit des Rindenbaues. Nach diesen Untersuchungen erweist sich die Hirnoberfläche als zusammengesetzt aus zweierlei Feldern, aus Projektions- oder Stabkranzfeldern, speziell Sinneszentren, und aus Assoziations- oder Binnenfeldern; es besteht eine tektonische Dualität der Großhirnrinde, indem gewisse Teile eine direkte, einsinnige oder doppelsinnige Verbindung mit den Aufnahme- und Erfolgsorganen der Körperperipherie durch „Stabkranzfasern" besitzen, andere hingegen einer solchen Verbindung so gut wie völlig entbehren und im wesentlichen nur mit den erstgenannten Bezirken, sowie untereinander durch „Binnenfasern" verknüpft sind [1]. Das Fehlen von Stabkranzbündeln in den Feldern der zweiten Art schließt nach Flechsig das Vorkommen vereinzelter Projektionsfasern daselbst — jedoch in verschwindender Zahl und ohne Gesetzmäßigkeit (1904, S. 101) — keineswegs aus; speziell gilt dies von der Nachbarschaft der Stabkranzfelder. Die vermeintlichen Stabkranzbündel der Binnenfelder — so eine Anzahl von spätreifenden Systemen (zwischen zweitem und viertem Lebensmonat) — konnte Flechsig jedoch direkt nach anderen Rindengebieten hin, auch nach frühreifenden Feldern hin, verfolgen (S. 76 bis 78 [2]).

Zu den Projektions- oder Stabkranzfeldern gehören mit absoluter Sicherheit die ersten acht Primordialgebiete, höchstwahrscheinlich auch die späteren vier, von den Intermediärgebieten mit Sicherheit nur die Felder 15a sowie 15 — vorderer Teil des *Gyrus fornicatus* und angrenzender Abschnitt der ersten Stirnwindung — also die vorderen zwei Drittel von der frontalen Abteilung der Zentralregion [3]), desgleichen sehr wahrscheinlich Nr. 13 (*Gyrus supraangularis* — Flechsig).

[1]) Ähnliches hat bereits Broadbent (Transact. of the Med. Chirurg. Soc. **65**, 178, 1872) vermutet. Er betrachtete die Stirn-, Scheitel- und Schläfenregion sowie die Insel als Rindengebiete ohne direkte Beziehung zum Hirnschenkel und zu den Zentralganglien; jene Partien entwickeln sich am spätesten und hingen mit den höheren geistigen Funktionen zusammen. — [2]) Flechsig macht auch (1904, S. 76, 83, 93, 94, 101, 102, 103) speziell auf täuschende Irrläufe und ev. wirkliche Aberrationen von Stabkranzfasern als individuelle Varianten aufmerksam. So dringen Fasern aus dem mächtigen Stabkranz des *Gyrus fornicatus* bzw. *hippocampi* eine Strecke weit in das tiefe Mark des *Gyrus angularis* vor. Ebenso machen gelegentlich Bündel aus dem Stabkranze der hinteren Zentralwindung einen weiten Umweg unter dem *Gyrus parietalis superior*; ja die Fasern, welche aus dem medialen Thalamuskern durch den vorderen Sehhügelstiel aufsteigen, laufen zunächst bis ganz dicht unter die Rinde des Stirnpoles und biegen dann erst nach hinten und oben, um in der ersten Stirnwindung zu endigen. Von gelegentlichen Aberrationen führt Flechsig folgende an: Abzweigung einer Faser aus der primären Sehstrahlung nach dem Felde 36, einzelner Fasern aus demselben Bündel in das Feld 17b. In der Rinde des unteren Scheitelläppchens (19) und des *Gyrus angularis* (34) wurden nicht einmal vereinzelte aberrierte Stabkranzfasern aufgefunden (Flechsig, S. 76, 84 gegen Monakows Angabe, Arch. f. Psychiat. **31** und Neur. Zentralbl. 1904, S. 677). — [3]) Vielleicht gehört auch noch das Feld 14 in der ersten

Den etwa 14 Projektionsfeldern stehen etwa 22 Binnenfelder gegenüber. Die Stabkranzfelder sind ausgezeichnet durch frühzeitige Entwickelung (vor der reifen Geburt, mit Ausnahme von Feld 13 und 15), sowie dadurch, daß sie zuerst aufsteigende Stabkranzsysteme aus der subcorticalen Region erhalten, zum Teil sicher aus den Endstätten der Sinnesnerven, und erst an zweiter oder dritter Stelle Balkenfasern und gleichseitige Assoziationsfasern aufweisen. Die Gesamtheit dieser Felder umfaßt die Hemisphäre gewissermaßen in Gestalt eines Ringes, welcher innen wesentlich breiter ist als außen und der Zentralfurche und der *Fissura Sylvii* entlang läuft. Dazu kommen noch eine Kappe entsprechend dem Occipitalpol und drei abgesprengte Feldchen in der Parietooccipitalregion. Die Binnenfelder, welche im mittleren Teile der Insel zusammenhängen, nehmen in der Hauptsache den Stirnpol ein mit der zweiten und dritten Stirnwindung, den Basalteil des Schläfenlappens mit der ganzen zweiten und dritten Schläfenwindung, fast den ganzen Scheitellappen, die Basis und einen Teil der Konvexität des Hinterhauptslappens. Das Detail ist aus den nachstehenden Figuren (s. Fig. 18 u. 19 a. f. S.) ersichtlich.

Die Binnenfelder sind überdies dadurch charakterisiert, daß sie sich nicht bloß relativ spät — nach der reifen Geburt — entwickeln, sondern auch dadurch, daß sie von vornherein Balkenfasern oder ungekreuzte Assoziationssysteme erhalten. Sie lassen sich nach Flechsig (S. 78 bis 80) noch weiter nach Lage und Faserverbindung einteilen in Randzonen und Zentralgebiete: die ersteren sind gekennzeichnet durch die Anlagerung an die Primordialgebiete und durch die enge Verbindung mit diesen, von welchen aus sie ihre ersten Binnenfasern bzw. *Fibrae arcuatae* erhalten, erst später treten die Randzonen mit den Terminalgebieten in Verbindung. Die Randzonen entwickeln sich im allgemeinen in der mittleren Markbildungsphase, also als Intermediärgebiete, und zwar relativ früh um früh entwickelte, relativ spät um spät entwickelte Primordialgebiete, von denen sie jedes einzelne wie mit einem Kranze umgeben. Durch dieses Verhalten wird der Gedanke nahegelegt, daß die Randzonen in engstem funktionellen Zusammenhange mit dem benachbarten Primordialgebiete stehen. — Unter den „Zentralgebieten" nehmen die drei Felder 34, 35 und 35a, 36 eine Sonderstellung ein, einmal durch ihre Lage zwischen einer größeren Anzahl von Randzonen, die selbst wieder an Stabkranzfelder von verschiedener Art grenzen — dann aber auch durch ihren Reichtum an langen, zuletzt entwickelten Binnen- oder Assoziationssystemen.

Flechsigs Forschungen über die Entwickelung der Markscheide haben des weiteren den wichtigen Satz begründet [1]), daß jener Prozeß längs der Nervenfasern in der Richtung vom Zelleibe oder Perikaryon nach der Endausbreitung, also in der sogenannten Leitungsrichtung fortschreitet. Auf Grund der Ausbreitungsrichtung der Ummarkung ist demnach zu ent-

---

Schläfenwindung und der basale und hintere Abhang des *Gyrus hippocampi* (neben Feld 23) zu den Gebieten mit corticofugalen Stabkranzbündeln; Feld 14 empfängt sicher nicht corticopetale Fasern aus der Cochlearisleitung, ev. geht ein Teil des Türkschen Bündels daraus hervor. Wahrscheinlicher ist es, daß die genannten Gebiete Randzonen darstellen (Flechsig, S. 75, 80, 86) und nur unregelmäßig aberrierte Stabkranzfasern aufweisen.

[1]) Vogts Einwände gegen die beiden Sätze erscheinen nicht stichhaltig.

scheiden, an welcher der beiden verbundenen Stätten ein bestimmtes Fasersystem endigt oder entspringt. Unter den Stabkranzbündeln lassen sich

Tektonische Gliederung der menschlichen Großhirnrinde
(nach Flechsig).

Fig. 18.
Außenfläche.

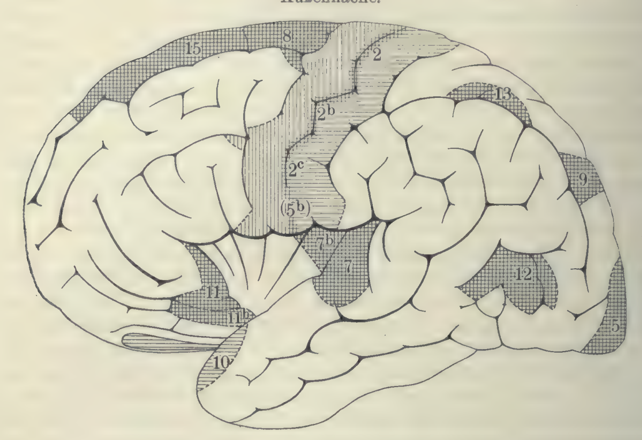


Fig. 19.
Innenfläche.



(14) Stabkranzfelder dunkel (Nr. 1 bis 13, 15) (vertikal schraffiert = motorisch, horizontal schraffiert = sensibel-sensorisch; Sinnessphären Nr. 1 bis 8, 15; autonome Felder Nr. 9 bis 13).
(22) Binnenfelder hell. (Etwa 16 Randzonen — Nr. 14, 16 bis 30; etwa 6 Zentralgebiete — Nr. 31 bis 36).

danach die corticopetalen oder zentralaxonen von den corticofugalen oder distalaxonen (nach Tschermak) anatomisch unterscheiden, unter den Rindenfeldern rezeptive oder sensibel-sensorische, motorische und gemischte voneinander sondern.

Eine zweite Folgerung Flechsigs besagt, daß in den einzelnen Rindenfeldern die corticopetalen, zentralaxonen oder sensiblen Leitungen (als „primäre Radiärsysteme") früher ihre Markscheide erhalten als die corticofugalen, distalaxonen oder motorischen. Mit Ausnahme des Pyramidensystems ummarken sich allerdings alle motorischen Systeme überhaupt erst zu einer Zeit, da bereits alle eigentlichen Sinnesleitungen markhaltig geworden sind (Flechsig, S. 73, 90). — Während die Markscheidenentwickelung in den anderen Rindenfeldern ausschließlich nach dem systematischen Charakter der Fasern erfolgt, läßt der Prozeß in der Zentralzone daneben noch eine topographische Abstufung erkennen, je nach der Zugehörigkeit der Fasern zu verschiedenen Körpersegmenten. Von der Rolandoschen Abteilung bzw. von den Zentralwindungen erhält zuerst das obere Drittel (Feld 2) sensible und bald darauf motorische Fasern, hierauf das mittlere Drittel (Feld 2b) sensible Fasern und motorische (letztere erst nach Markbildung in 3), endlich das untere Drittel (Feld 2c, zugleich mit 5b bezeichnet) sensible Fasern (jedoch erst nach 3, 4, 5) und motorische, die sogenannten Arnoldschen Bündel (erst gegen den dritten bis vierten Monat). Eine analoge zonenweise Entwickelung, welche vermutlich den zugehörigen Körpersegmenten entspricht, läßt die frontale Abteilung der Zentralregion erkennen. Hier erhalten zuerst der Fuß der ersten Stirnwindung (8), gleich darauf das Mittelstück des *Gyrus fornicatus* (8b), erst erheblich später das vordere Drittel des *Gyrus fornicatus* (15a), endlich das zweite und dritte Viertel der ersten Stirnwindung (15) ihr Mark; vom letztgenannten Felde geht die hintere Abteilung der vorderen voraus.

Unter den stabkranzführenden Feldern entspricht nach Flechsig die eine Gruppe (Feld 1 bis 8, 15) den primären Sinnessphären. Nach dieser Identifizierung bilden die Felder der hippocampischen Zone 4a, 4b, 6 (?) inkl. *Lamina perforata anterior* und *Trigonum olfactorium* (1) sowie *Septum pellucidum* (3), vermutlich auch der Schläfenpol (10) die Riech- und Schmecksphäre. — Die Felder der zweigeteilten Zentralzone (2, 2b, 2c = 5b und 8, 8b, 15a, 15) bilden die Tast- und Bewegungssphäre im allgemeinen Sinne, die Lippen der Calcarina und der Occipitalpol (5) die Sehsphäre, die Querwindung des Schläfenlappens und der hintere Teil des insularen Abhanges der ersten Schläfenwindung [7] (dazu eventuell, jedoch noch fraglich, die obere Hälfte der hinteren Inselwindung [7b]) die Hörsphäre. Für diese funktionelle Bedeutung der myelogenetisch und tektonisch charakterisierten Felder, und zwar in der von Flechsig angegebenen Ausdehnung[1]), spricht erstens die Tat-

[1]) Gegen eine nachträgliche Vergrößerung der primären Sinnessphären spricht nach Flechsig erstens der Umstand, daß sich in die Randzonen mit Sicherheit nur eine verschwindende Zahl nicht gesetzmäßiger Stabkranzfasern verfolgen läßt — dann auch die Tatsache, daß sich die charakteristische Rindenstruktur jeder Sinnessphäre auf das damit identifizierte myelogenetische Feld beschränkt, während die angrenzenden Gebiete einen davon ganz abweichenden Rindenbau aufweisen (S. 74, 86, 101 — vgl. unten Abschnitt B). Auch lassen sich die spät entwickelten Faser-

sache, daß sich am embryonalen Gehirne die betreffenden Sinnesleitungen — speziell die Hauptschleifenbahn, die olfaktive, die optische und die akustische Leitung — isoliert bis in die bezeichneten Rindengebiete hinein verfolgen lassen. — Andererseits stimmt jene Lokalisation zum Teil sehr gut überein mit den Daten der menschlichen Pathologie, welch letztere allerdings an Schärfe der Grenzbestimmung weit hinter der myelogenetischen Einteilung zurückbleiben. Es genüge der Hinweis auf die genaue klinische Bestimmung der Sehsphäre durch Hun und Henschen, auf die Daten über die Lokalisation der Motilität und Sensibilität, sowie der Riechsphäre. Eine gewisse Abweichung besteht nur bezüglich der Hörsphäre, welche man nach den klinischen Befunden in die erste Schläfenwindung überhaupt zu lokalisieren pflegt, während das von Flechsig als Endstätte der Hörleitung erkannte Rindenfeld (7, 7 b [?]) in der *Fissura sylvii* verborgen liegt. Die Bezeichnung des *Subiculum cornu Ammonis* (4 b) und des hinteren Teiles des *Gyr. fornicatus* (6) als Schmecksphäre ist nur eine vermutungsweise. — Da die Sinnessphären zur normalen Geburtszeit, allein ausgenommen die vorderste Partie der Rumpfregion (15 a, 15), bereits ausgereift sind, erscheint nach Flechsig das Gehirn des Neugeborenen befähigt, äußere Reize aufzunehmen und zum Ausbau des Intellekts zweckmäßig zu verarbeiten (S. 63).

Eine zweite Gruppe der Stabkranzgebiete bzw. der Primordialgebiete (9 bis 12; dazu 13) bezeichnet Flechsig als autonome Felder ohne bekannte Verbindung und Funktion, da ihre Projektionssysteme nicht mit Sicherheit einen Zusammenhang mit bestimmten Sinnesleitungen erkennen lassen. Dieselben sind auch dadurch ausgezeichnet, daß sie zur Zeit der reifen Geburt noch relativ unfertig sind, noch keine markhaltigen Fasern in der Rinde selbst aufweisen. Sie erhalten einzelne (corticopetale?) Bündel aus der Gegend der Sehstrahlung (Feld 9, 12), reichlicher sind die absteigenden Fasern (nach dem Balken?).

Bezüglich der Funktion der Binnenfelder befinden sich unsere Kenntnisse noch sehr im Anfange. Flechsig hat ihre anzunehmende Beziehung zu den höheren geistigen Funktionen allgemein ausgedrückt durch den Terminus „Assoziationszentren“ [1]). Er sieht in den Binnengebieten der Hirnrinde

---

systeme mit Sicherheit in Primordialgebiete, nicht in die Felder 16 bis 36 verfolgen (S. 76). Für eine nachträgliche gleichmäßige Ausstattung auch dieser Rindengebiete mit Stabkranz bleiben keine bekannten Züge von Projektionsfasern übrig; auch würde übrigens die Masse der Projektionsfasern gar nicht ausreichen, der gegenüber der Balken mindestens das Dreifache ausmacht (S. 178). Im letzten Stadium der Hirnausbildung handelt es sich nicht so sehr um weitere Bildung neuer Stabkranzleitungen, als vielmehr um Vervollständigung der vorhandenen durch Collateralen und um Ausgestaltung der Binnensysteme zwischen verschiedenen Rindenstellen. — Nach Ummarkung der ersten Balkenfasern in den Randzonen ist allerdings eine scharfe myelogenetische Abgrenzung der primären Sinnessphären nicht mehr möglich, bezüglich der Hörsphäre schon eine Woche nach beendeter Reife nicht mehr (S. 86). Trotzdem trägt auch noch das Gehirn des Erwachsenen deutliche Anzeichen der myelogenetischen Felderung nach Faserverteilung und Struktur, so daß ein nachträglicher Ausgleich der entwickelungsgeschichtlichen Differenzen nicht annehmbar ist (S. 179).

[1]) Flechsig diskutiert auch die Bezeichnungen „Denkorgane, höhere psychische Zentren“. Er bemerkt, daß mit obigem Terminus nicht gesagt sein soll, daß sich alle Funktionen jener Gebiete unter dem Begriff der Assoziation bringen lassen

in erster Linie Organe der assoziierten Gedächtnisspuren, sowie aller komplizierten Assoziationen. Flechsigs Assoziationszentrentheorie tritt speziell der Sinneszentrentheorie H. Munks entgegen, nach welcher die gesamte Hirnrinde in Sinnessphären aufgeteilt sein soll (vgl. oben). Die Sinneszentrentheorie Lucianis (ähnlich die Vorstellungen von Exner u. Paneth), der zufolge die Ränder der Sinnessphären übereinandergreifen und so zur Bildung „mehrsinniger" Gebiete führen, besitzt hingegen eine gewisse Verwandtschaft mit der Flechsigschen Lehre von der tektonischen Dualität der Hirnrinde. — Die Lokalisationsdaten, welche die menschliche Pathologie für die Annahme höherer (sekundärer und tertiärer) sensorischer wie motorischer Zentren ergeben hat, wurden im obigen behandelt. Dieselben betreffen durchweg Rindengebiete, welche von den primären Sinnessphären nach Flechsig getrennt sind und Binnenfelder ohne zuführende oder ableitende Stabkranzbündel darstellen. Die klinisch erschlossenen sekundären Zentren, speziell das sensorische Sprachzentrum (Feld 14b neben 7), das Tonzentrum (Feld 14 neben 7), das Lesezentrum (etwa Feld 24 neben 5), das motorische Sprachzentrum (18b neben 2c = 5b), das motorische Schreibzentrum (Feld 18 neben 2b) scheinen durchweg Randzonen zu entsprechen, also Rindenpartien, welche durch kurze Binnen- oder Assoziationssysteme mit den angrenzenden primären Sinnessphären eng verbunden sind. — Hingegen scheinen die tertiären oder mnestischen Zentren in den Zentralgebieten zu liegen, speziell läßt sich im *Gyr. angularis* vorn unten ein mnestisch-akustisches, hinten oben ein mnestisch-optisches Zentrum annehmen. Jedenfalls ist nach der Ausbreitung der Binnenfelder über den Stirnpol und die zweite wie dritte Stirnwindung, über den Scheitellappen und *Praecuneus*, sowie über den Schläfenlappen eine besondere Beziehung dieser Hirnteile zu den höheren geistigen Leistungen zu vermuten.

Eine analoge Oberflächengliederung, wie sie durch die successive Markscheidenentwickelung am menschlichen Gehirn erkannt wurde, kommt nach Flechsig (1904, S. 238 bis 245) zweifellos auch dem Hirn der Tiere zu. Doch sind die Regionen, welche regelmäßig gestellter Projektionsfasern (nicht vereinzelter!) entbehren, relativ weit kleiner und weniger regelmäßig gestaltet als beim Menschen[1]), wie dies Flechsig u. Döllken speziell für Hund und Katze, die kaum 20 Rindenfelder aufweisen, gefunden haben. Die hauptsächlichsten Binnenfelder, deren Vorkommen weit in die Säugetierreihe herabreicht, haben eine analoge Lage wie beim Menschen — also frontal, parietal,

---

und daß jedem einzelnen Feld eine besondere selbständige psychische Funktion zukomme (S. 329 bis 334). — Daß sich die Bewußtseinserscheinungen nicht einfach und ausschließlich als assoziative Vorgänge betrachten lassen, wurde speziell von A. Riehl betont gegenüber J. Loeb, welcher das Bewußtsein als eine Funktion des assoziativen Gedächtnisses definiert hatte. Kein „Urteil" lasse sich beschreiben als rein assoziativer Vorgang, ein solcher kann höchstens das Material für das Urteil liefern. Auch für das Gedächtnis stellt die Assoziation zwar eine wesentliche, aber nicht die einzige Bedingung dar (Hitzig, G. A. **2**, 139 bis 151).

[1]) Auch ist zu berücksichtigen, daß die homologisierende Bezeichnung öfters unzutreffend ist — so sind der *Gyr. angularis* der niederen Affen und der *Gyr. angularis* der Anthropoiden und des Menschen nicht direkt, bzw. in ihrer gesamten Ausdehnung vergleichbar (Flechsig, S. 195). Vgl. auch Kohlbrugge, Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. **6**, 191, 1903 u. Zuckerkandl, ebenda S. 285.

temporal; eine Gliederung in Randzonen und Zentralgebiete ist bisher nicht zu erkennen. Auch verläuft der Prozeß der Ummarkung weit rascher und viel weniger übersichtlich als wie beim Menschen. — Eine isolierte Exstirpation von Binnenfeldern erscheint bis zum Affen hinauf so gut wie unmöglich.

Flechsigs Lehre von der tektonischen Dualität der Hirnrinde, von ihrer Gliederung in Projektionsfelder und Binnenfelder hat mannigfachen Widerspruch gefunden. Bedeutet sie doch einen prinzipiellen Gegensatz zu der auf Tierversuche gegründeten Sinneszentrentheorie (H. Munk); zudem standen die anatomischen Vorstellungen einer gleichmäßigen Ausstattung der ganzen Hirnoberfläche mit Stabkranzfasern, einer Zugehörigkeit aller einzelnen Rindenabschnitte zu bestimmten Thalamuszonen (Monakow) und eines durchweg gleichartigen Baues der Hirnrinde (Meynert) in ziemlich allgemeiner Geltung. Allerdings sprachen schon Hitzigs Befunde, daß der erregbaren Zone eine nur beschränkte Ausdehnung zukommt, und daß lokale Exstirpationen im Bereiche des Stirnlappens, eventuell auch des Scheitellappens, ähnlich wie pathologische Defekte daselbst ohne Lähmungserscheinungen bleiben, ebenso die Einschränkung der Sehsphäre beim Menschen vom Occipitallappen auf die Calcarinaregion (Hun, Henschen) gegen die Annahme einer gleichmäßigen Beziehung der gesamten Rinde zur Körperperipherie. Zu analogen Schlüssen wurden, wie bereits oben erwähnt, besonders klinische Beobachtungen verwertet (so unter anderen von Exner, Nothnagel, Déjerine). Ist doch keine primär-sensorische oder primärmotorische Ausfallserscheinung bekannt, welche sich gesetzmäßigerweise bei Läsion der stabkranzlosen Felder 16 bis 36 fände (Flechsig, S. 221); wohl aber gilt dies von sekundären wie tertiären motorischen wie sensorischen Störungen (Aphasie, Alexie, Agraphie, siehe oben). Die Pathologie weist demnach deutlich darauf hin, daß beim Menschen die primären sensorischen und motorischen Felder nur den kleineren Teil der Hirnoberfläche einnehmen (Déjerine, Flechsig).

Die gegen Flechsigs Lehre angeführten Argumente sind teils prinzipieller, philosophischer Natur, teils stützen sie sich auf myelogenetische Beobachtungen speziell an dem relativ tiefstehenden Katzenhirn und an einer geringen Anzahl von menschlichen Entwickelungsstufen (O. u. C. Vogt, Siemerling, Monakow), auf klinische Befunde, auf Läsionsexperimente an Tieren und auf Untersuchungen über sekundäre Degeneration [1]).

Ohne auf das Detail der Streitpunkte eingehen zu wollen, sei hier nur bemerkt, daß meines Erachtens, zumal nach Flechsigs eingehender Gegenkritik, jene Bedenken nicht gerechtfertigt erscheinen. Liegt doch den Angaben, daß auch die nach Flechsig stabkranzlosen Gebiete, speziell die

[1]) Bianchi, Zentralbl. f. Nervenheilk. 1900, S. 644. Déjerine, Anatomie des centres nerveux., Paris 1899. Monakow, Arch. f. Psychiat. **31** (1899); Ergebn. d. Physiol. **1** (2), 590, 1902; Neur. Zentralbl. 1904, S. 677. Nissl, Monatsschr. f. Psychiat. 1897. Probst, Arch. f. Anat. 1901, S. 357. Rutishauser, Monatsschr. f. Psychiat. **5** (1899). H. Sachs, ebenda **1**, 306. Siemerling, Berl. klin. Wochenschr. 1898, S. 1033. O. u. C. Vogt, Journ. d. physiol. gén. 1900; Zeitschr. f. Hypnot. **10** (1901); Etude sur la myélinisation des hémisphères cérébraux, Paris 1900; Neurobiologische Arbeiten **1** (1902), **2** (1904), Jena (auch Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.). Vgl. auch E. Hitzig, Les centres de projection et les centres d'association, Le Névraxe **1**, 291, 1900.

Zentralgebiete, nachträglich Stabkranzbündel erhalten, augenscheinlich eine Verwechslung von Balkenfasern mit Projektionsfasern zugrunde. Daß pathologische Läsionen, noch mehr experimentelle am Tier, speziell im Stirn- und Scheitellappen sehr leicht — ja fast unvermeidbar — „fremde" Stabkranzbündel mitbetreffen, welche zum Teil in die genannten Hirnregionen hinein ausbiegen, wurde schon oben betont (vgl. Flechsig, S. 238). Speziell ist die Existenz eines Stabkranzes für den Stirnpol und die zweite wie dritte Frontalwindung (Déjerine), sowie für den *Gyr. parietalis inferior* und *angularis* (aufsteigender Pulvinarstabkranz nach Monakow, Ferrier u. Turner, Probst) aus den vorliegenden pathologischen Befunden nicht abzuleiten [1]), ebensowenig ein Zusammenhang der gesamten Konvexität der Hinterhauptslappen mit der Sehleitung (H. Sachs; vgl. Flechsig, S. 191, 202 bis 211).

Döllken, Neur. Zentralbl. 1898, Nr. 21. — Flechsig, ebenda 1894, S. 606; 1895, S. 1118, 1177; Zentralbl. f. Physiol. 1896, S. 325. — Derselbe, Gehirn und Seele. Leipzig, Veit u. Co., 1896. — Derselbe, Die Lokalis. d. geist. Vorgänge, Leipzig 1896. — Derselbe, Neur. Zentralbl. 1898, Nr. 21, S. 977 bis 996, vgl. auch 1899, S. 1060. — Derselbe, Névraxe 2 (1), 63, 1900. — Derselbe, Vortr. a. d. Physiol.-Kongr., Turin 1901 (Arch. ital. de biol. 36, 30—39). — Derselbe, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904, 1. Teil, S. 50 bis 104, 2. Teil, S. 177 bis 248. — Niessl-Mayendorff (bez. Sehsphäre), Arch. f. Psychiat. 37, H. 2, 1903 u. 1905.

B. Einiges bezüglich der histologischen Differenzierung der Hirnrinde.

Die corticalen Ursprungs- und Endigungsfelder der verschiedenen Leitungsbahnen sind nicht bloß durch diese tektonischen Beziehungen, sondern auch durch Verschiedenheiten in der schichtenweisen Gliederung der Rinde und in der Form der Bauelemente charakterisiert. Ja einzelne Rindenbezirke weisen geradezu spezifische Neuronenformen auf. Auch scheint der Zusammenhang mit den zu- und abführenden Projektionssystemen und jener mit den homolateralen oder bilateralen Assoziationssystemen an verschiedene Zellschichten verteilt zu sein: die Ursprungszellen der Binnenfasern scheinen meist in der zweiten, dritten oder fünften Rindenschicht zu liegen, ihre Endigung (wenigstens in der Sehsphäre) in der Molekularschicht (Flechsig, S. 55, 230; R. y Cajal, S. 72). Auch weisen die Projektionsfasern und die Balkenfasern schon mikroskopische Differenzen auf. Die markhaltigen Fasern verteilen sich in typisch verschiedener Weise innerhalb der Rinde: im *Subiculum cornu Ammonis* (4b) reichen sie bis ins *Stratum zonale*, in der Hörsphäre (7) dringen sie in die untersten drei Schichten ein, in der Sehsphäre (5) nur in die untersten zwei Schichten (Flechsig, S. 73).

Alle Sinnessphären zeigen eine charakteristische Bauart, in welcher Flechsig (S. 81) eine gewisse Ähnlichkeit mit jener ihrer peripheren Auf-

---

[1]) Auch beim Affen erhielten Ferrier u. Turner (Journ. of anat. and physiol. 1897, p. 675) nach Läsion des *Gyr. angularis* keine absteigende Degeneration. Das gegenteilige Resultat Bernheimers (Arch. f. Ophth. 1903) ist auf Mitverletzung der sagittalen Markleiste Wernickes bzw. der motorischen Sehstrahlung zurückzuführen (vgl. oben). — Einen analogen Befund erhoben Rothmann am Hunde, Beevor u. Horsley (Brain 25, 436, 1903) am Affen nach Läsion der Stirnpolregion.

nahmeorgane sieht. Die Ausdehnung der histologisch ausgezeichneten Partien und der myelogenetischen Felder stimmt vollkommen überein (Flechsig, S. 81); Campbell ist geradezu auf Grund seiner histologischen Forschungen zu einer wesentlich gleichen Einteilung der Rinde gelangt wie Flechsig auf Grund der Markscheidenentwickelung.

Botazzi, Intorno alla corteccia cerebrale dei vertebrati. Firenze 1893. — A. W. Campbell, Journ. of ment. sciene **50**, 651, 1904 und Proc. R. S. **72**, 488, 1904. — Derselbe, Journ. of anat. **38**, 1, 1903. — Flechsig, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904, 1. Teil, S. 50 bis 104, 2. Teil, S. 177 bis 248. — Golgi, Unters. über den feineren Bau des zentralen und peripherischen Nervensystems. D. Übers. v. R. Teuscher. Jena 1894. — Hamarberg, Studien über Idiotie, Upsala 1895. — Hermanides u. Köppen (Kaninchen, Ratte, Maus, Maulwurf), Arch. f. Psychiat. **37**, 616, 1903. — Semi Meyer, Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1898; Arch. f. mikr. Anat. **54** (1899). — Nissl, Vers. d. südwestd. Nervenärzte 1897; Monatsschr. f. Psychiat. 1897. — R. y Cajal, Studien über die Hirnrinde des Menschen, Leipzig 1900 bis 1903, 4 Hefte. — Derselbe, Textura del sistema nervioso del hombre y de los vetebrados, Madrid 1904, 7 Fasc. — Schlapp, Arch. f. Psychiat. **30**, 583, 1898 u. Americ. Journ. of anat. **2**, 259, 1903. — J. Turner, Brit. assoc. Belfast 1902, S. 781.

Zentralzone.

Der Entsendung absteigender Bündel (Pyramidenfasern) ausschließlich aus der vorderen Zentralwindung, der vorderen Hälfte des *Lobus paracentralis* und aus nur vereinzelten Stellen des vorderen Abhanges der hinteren Zentralwindung entspricht eine ganz analoge Verbreitung der von Betz entdeckten Riesenpyramidenzellen (Mensch — Kolmer, Flechsig, Campbell[1]). Die letzteren finden sich zudem in den zur Zentralzone gehörigen Feldchen der zweiten und dritten Stirnwindung. Auch die Rinde des Feldes 8 und des oberen Randes von 8b führt im Gegensatz zu den Feldern 15 und 15a Riesenpyramidenzellen, während 15a durch die Riesenspindeln (W. v. Branca) ausgezeichnet ist (Flechsig). Analog ist die topographische Verbreitung der großen Pyramidenzellen beim Affen. Beim Hunde, ähnlich bei der Katze, nehmen sie ein gelapptes Feld um die *Fissura coronalis* ein (Kolmer, Campbell). Schwein, Rind, Nagetiere, Insektivoren entbehren dieses Zelltypus (Kolmer).

Die vordere Zentralwindung, welche bereits Schlapp am *Macacus* von deutlich anderer Struktur fand als die hintere, ist charakterisiert durch die enorme Dicke der Schichten der mittelgroßen und oberflächlichen großen Pyramidenzellen und durch das Fehlen einer deutlichen Körnerschicht, die hintere Zentralwindung gerade umgekehrt durch die Ausbildung einer solchen, sowie durch die geringe Entwickelung jener Schichten von Pyramidenzellen (R. y Cajal, Brodmann, Flechsig, Campbell). Während die großen und mittelgroßen Pyramidenzellen absteigenden Stabkranzfasern den Ursprung geben, spielen kleine Pyramidenzellen diese Rolle für die Balkenfasern[2]). Die hintere Zentralwindung zeigt in der Regel eine histologische Zweiteilung der Länge nach, in der vorderen Zone sensible Plexus, im hinteren Abhang bereits Fehlen von Stabkranzbündeln und dieselbe

---

[1]) H. B. Thompson (Journ. of comp. neurol. 1899, p. 113) hat eine vergleichende Zählung der Riesenpyramidenzellen und der Pyramidenfasern vorgenommen. — [2]) R. y Cajal schreibt der vorderen Zentralwindung einen charakteristischen Plexus exogener Nervenfasern zu im Niveau der mittelgroßen Pyramiden (dritte Schicht), der hinteren einen solchen in der Körnerschicht (fünfte Schicht). Flechsig (S. 97) findet in jenem Rindenfeld, welches Riesenpyramidenzellen führt, die corticopetalen Stabkranzfasern vielfach nur sehr spärlich. — Auch bei niederen Wirbeltieren ist nach R. y Cajal die Zentralzone durch ihren Reichtum an mittelgroßen und großen Pyramidenzellen und durch eine breite plexiforme Schicht ausgezeichnet.

Struktur wie die angrenzenden parietalen Assoziationsfelder (Flechsig, S. 97 u. 190, Campbell). Bei amyotropischer Lateralsklerose erweist sich nur die vordere Zentralwindung mitbetroffen, bei Tabes nur die hintere, nach Amputation einer Extremität beide (Campbell). — Die histologische Grenze zwischen vorderer und hinterer Zentralwindung setzt sich über den *Lobus paracentralis*, diesen halbierend, fort (Brodmann, Campbell).

Betz, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, S. 578, 595. — Brodmann, Journ. f. Psychol. u. Neurol. **2**, 79, 1903. — Kolmer, Arch. f. mikr. Anat. 1900, S. 151. — R. y Cajal (Zentralzone bei niederen Wirbeltieren), Gaz. med. Catal. 1890; Ref. Neur. Zentralbl. 1890, S. 690. — Derselbe, Die Bewegungsrinde, H. 2, Leipzig 1900.

Sehsphäre.

Die Sehsphäre (Feld 5) erweist sich auf Grund der pathologischen wie der tektonischen Befunde als identisch mit dem Ausbreitungsbezirke des Vicq d'Azyrschen oder Gennarischen Streifens, welcher aus einem Plexus von aufsteigenden Fasern der Sehleitung und aus Sternzellen mit absteigendem Achsenzylinder besteht (Botazzi, R. y Cajal). Die Radiärfasern der primären Sehstrahlung sind bis in die zweitunterste Schicht, bzw. bis zu den Bifurkationen markhaltig (Flechsig). Die Schicht der großen Sternzellen (vierte Schicht) fehlt bei kongenitaler Anophthalmie (Leonowa, 1896, Shaw Bolton, 1901, Hanke, 1903). Charakteristisch für die Sehrinde sind ferner die sechste und achte Schicht von Zellen mit aufsteigendem Achsenzylinder, die geringe Anzahl von Riesen- und mittelgroßen Pyramidenzellen (R. y Cajal).

Brodmann, Journ. of Psychol. **2**, 133, 1903. — Mann (Zellveränderung bei Belichtung), Zentralbl. f. Nervenheilk. **17**, 567, 1894. — R. y Cajal (Kaninchen), La Cellule, 1892. — Derselbe, Die Sehrinde, H. 1, Leipzig 1900. — Shaw Bolton (Mensch), Philos. Trans. B **193**, 165, 1901.

Hörsphäre.

Die Hörsphäre ist innerhalb der von Flechsig bestimmten Ausdehnung (Feld 7, vielleicht auch 7b) histologisch ausgezeichnet durch die plötzlich auf das Doppelte anwachsende Rindendicke (Flechsig, S. 85; Campbell). Der feinere Bau bietet gegenüber den basal angrenzenden Partien (Assoziationszentren) wenig Charakteristisches. R. y Cajal beschreibt nach seinen diese Rindenzone nur in weiterem Umfange betreffenden Studien als typisch den siebenschichtigen Bau mit besonderer Entwickelung der Körnerschicht und der tiefen Schichten, die große Zahl doppelt gebüschelter Zellen, das Vorkommen sogenannter Spezialzellen mit sehr starken horizontalen Dendriten, welche vertikal aufsteigende Nebenäste abgeben.

Holl (Insel), Arch. f. Anat. 1902, S. 1 u. 1904, S. 321 (vgl. auch Retzius, Marchand). — R. y Cajal, Die Hörrinde, H. 3, 1902.

Riechsphäre.

Innerhalb der Riechsphäre bzw. im *Uncus gyri hippocampi* (Feld 4a) ist die Rinde schichtenarm. Charakteristisch ist die große Dicke der Molekularschicht, das Vorkommen von mittelgroßen und Riesenpyramidenzellen mit absteigendem Dendritenbüschel und das Fehlen von kleinen Pyramidenzellen.

Calleja, La región olfactoria del cerebro, Madrid 1893. — R. y Cajal, Die Riechrinde, H. 4, 1903.

Schmecksphäre.

Die Rinde des *Subiculum cornu Ammonis* (Feld 4b), in welcher — in Verein mit dem hintersten Teile des *Gyr. fornicatus* (Feld 6) — Flechsig die Schmecksphäre vermutet, ist gegen den äußeren Teil des *Gyr. hippocampi* scharf abgegrenzt

und ausgezeichnet durch inselförmige Gruppen polymorpher Riesenzellen, welche innerhalb des *Stratum zonale* liegen und die Schicht der kleinen Pyramiden unterbrechen (R. y Cajal, Flechsig, 1904, S. 100).

C. Kurze Übersicht der Morphologie und Physiologie der Leitungsbahnen des Großhirns.

I. Morphologie.

Die einzelnen Fasersysteme und Leitungsbahnen verbinden entweder als Stabkranzzüge aufsteigend oder absteigend, kreuzend oder gleichseitig, die Hirnrinde, die subcorticalen Ganglien (*Thalamus*, *Corpus striatum*, Linsenkern, Luysscher Körper, *Substantia nigra*), die Hirnnervenkerne, das Kleinhirn (inkl. rotem Kern), die grauen Massen des Hirnstammes, endlich das Rückenmark. Oder es handelt sich um Verbindungen verschiedener Stellen der Großhirnrinde untereinander, um Züge von Binnenfasern, welche innerhalb der Rinde einer und derselben Windung verlaufen (intracorticale Assoziationssysteme) oder benachbarte wie entferntere Windungen derselben Hemisphäre miteinander verknüpfen (kurze und lange extracorticale Assoziationssysteme) oder endlich zwischen beiden Hemisphären kreuzen (speziell Balkenfasern).

Die Stabkranzfelder, insbesondere die Sinnessphären, besitzen allgemein gesprochen durchweg eine doppelsinnige Verbindung mit der Körperperipherie (Flechsig [1]). Die corticofugalen und corticopetalen Leitungsbahnen zeigen zum Teil eine erhebliche Analogie, so daß man von „konjugierten Strangpaaren“ sprechen kann, welche zudem einander benachbart verlaufen. (Das bezügliche Detail ist im Text zu den Leitungsschemata übersichtlich zusammengestellt.) Überdies kommen den Stabkranzfeldern gekreuzte und ungekreuzte Assoziationssysteme zu. Die stabkranzfreien oder Binnenfelder sind ausschließlich auf cortico-corticale Leitungsbahnen bzw. Assoziationsbahnen angewiesen.

Die Lehre von diesen beiden Arten von Leitungsbahnen [2]), die Hirntektonik, ist bereits zu einem so ausgedehnten Spezialgebiete geworden, daß

---

[1]) Die subcorticalen Ganglien teilen sich wesentlich in folgender Weise auf die primären Sinnessphären auf: 1. Tastsphäre (2, 8, 15): Sehhügel und *Globus pallidus* des Linsenkerns; 2. Riechsphäre (1, 3, 4a, eventuell 10): *Bulbus olfactorius* und *Globus pallidus*; 3. Schmecksphäre (4b, 6): Sehhügel und Pulvinar; 4. Sehsphäre (5): äußerer Kniehöcker und Pulvinar; 5. Hörsphäre (7): innerer Kniehöcker und Pulvinar. — Monakow unterscheidet unter den subcorticalen Gebilden solche als „Großhirnanteile“, welche durch Rindenläsion mitbetroffen werden. Direkte, d. h. rasch nach der Operation degenerierende Großhirnanteile sind die vorderen, medialen, lateralen Sehhügelkerne und der hintere Sehhügelkern, sowie das Pulvinar, ferner der Luyssche Körper, die *Substantia nigra*, das oberflächliche Grau des vorderen Paares der Vierhügel, die Brückenkerne. Indirekte Großhirnanteile, welche nach der Operation eine allmähliche Volumreduktion erfahren, sind die ventralen Kerne des Sehhügels, der mediale Kern des *Corpus mammillare* (eventuell auch der laterale und die *Zona incerta*), der rote Kern, die Haubenstrahlung und Hauptschleife, das hintere Paar der Vierhügel mit seinem Arm, der gekreuzte Bindearm und die gekreuzte Kleinhirnhemisphäre, die gekreuzten Hinterstrangkerne. — [2]) Nach Flechsig (1904, S. 71) bestehen schon mikroskopische Unterscheidungsmerkmale für Stabkranz- und Balkenfasern. Unter den ersteren sind die cortico-

auf die zahlreichen bezüglichen Lehrbücher verwiesen werden muß. Hier kann nur eine dürftige Skizze geboten werden, für welche Flechsigs jüngste zusammenfassende Darstellung ganz wesentlich mitverwertet wurde.

Bechterew, Leitungsbahnen, Leipzig, 2. Aufl., 1899. — R. y Cajal, Beitrag zum Studium der *Medulla oblongata*, Leipzig 1894. — Deiters, Unters. über Gehirn und Rückenmark, Braunschweig 1865. — Déjerine, Anatomie des centres nerveux, T. I und II, Paris 1894. — Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, 2 Bde., Leipzig, 6. Aufl., 1904. — Derselbe (Entw. der Gehirnbahnen in der Tierreihe), Deutsche med. Wochenschr. 1896, S. 621. — Flatau, Atlas des menschl. Gehirns und des Faserverlaufs, Berlin, 2. Aufl., 1899. — Flechsig, Die Leitungsbahnen, Leipzig 1876; Plan des Gehirns, Leipzig 1883; Arch. f. Anat. 1881, S. 12 bis 75; Gehirn und Seele, Leipzig 1896; Die Lokalis. d. geist. Vorgänge, Leipzig 1896; Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904, 1. Teil, S. 50 bis 104, 2. Teil, S. 177 bis 248. — van Gehuchten, Le système nerveux de l'homme, T. I und II, Lierre 1893, 1900. — Glaeßner, Die Leitungsbahnen des Gehirns und Rückenmarks, Wiesbaden 1900. — Golgi, Unters. über d. feineren Bau des zentralen und peripherischen Nervensystems, Übers. von Teuscher, Jena 1894. — Grasset, Les centres nerveux, Paris 1905. — Lewandowsky, Leitungsbahnen des *Truncus cerebri*. Neurobiol. Arb. **1** (2), Jena 1904 (auch Jen. Denkschr. **10**). — Marburg, Atlas des Zentralnervensystems, Wien 1904. — Monakow, Exp. u. pathol.-anat. Unters. über die Haubenregion, den Sehhügel u. die *Regio subthalamica*, Arch. f. Psychiat. **27** (1895), auch sep. — Derselbe, Gehirnpathologie, Nothnagels Samml. **9**, 1, 2. Aufl., Wien 1904. — Derselbe, Ergeb. d. Physiol. **1** (2), 534 bis 665, 1902. — Nebelthau, Gehirndurchschnitte, Wiesbaden 1898. — Obersteiner, Anleitung zum Studium der nerv. Zentralorgane, 4. Aufl., Wien 1904. — G. H. Parker, Anatomy of the nervous system, New York 1902. — Retzius, Das Menschenhirn, Jena 1896. — Spalteholtz, Anat. Atlas **3**, Leipzig 1903. — Strümpell u. Jacob, Neurol. Wandtafeln, München 1897. — Ziehen u. Zander, Mikr. u. makr. Anat. d. Rückenmarks und des Gehirns, Handb. der Anatomie **4**, Jena 1899.

1. Projektions- oder Stabkranzbahnen der Zentralzone.

Am eingehendsten sind unsere Kenntnisse über die ableitenden und zuführenden Verbindungen der Zentralwindungen, also bezüglich der Rolandoschen Abteilung der Zentralzone. Wir unterscheiden heute mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit mindestens sieben (oder acht) motorische und sieben sensible Leitungsbahnen dieser Hirnregion. Neben der direkten motorischen Pyramidenbahn durch den Hirnschenkelfuß nach dem Rückenmark besteht eine ganze Anzahl indirekter motorischer Spinalbahnen (fünf), sogenannte „Extrapyramidenbahnen" (nach Prus), innerhalb der Haube, und zwar durch Vermittelung der *Formatio reticularis* — mit drei besonderen Spinalsystemen —, sowie vermutlich durch den Linsenkern und den roten Kern, ferner durch das Vierhügelgrau, vielleicht auch durch das Brückengrau. Dazu kommt eine absteigende Großhirn-Kleinhirnbahn durch Vermittelung der Brückenkerne und des Brückenarmes (Nr. 5), vermutlich auch eine solche durch Vermittelung des Linsenkerns, des roten Kerns und des Bindearms (Nr. 4c). Endlich sind die präzentrale Augen- und Kopfbewegungsbahn nach dem vorderen Paare der Vierhügel, bzw. nach den Augenmuskelkernen und dem Halsmark (Nr. 6) und die Bahnen der bulbären motorischen Hirnnerven,

---

petalen durch vielfach welligen Verlauf und netzförmige Durchflechtung, die corticofugalen durch Gruppierung zu radiären Bündeln ausgezeichnet, während für die Balkenfasern eine geradlinige Verlaufsweise charakteristisch ist.

Fig. 20.

T. B.
Bi. A.
N. dent.
Kl. H. R.
sens. H. N. K.
N. V.
T. B.
form. ret.
Kl. H.
Kl. H.
Br. A.
BRÜCKE
motor. H. N. K.
N. VII.
N. VII.
N. XII.
N. XII.
Kl. H.
C. R.
Kl. H.
H. Str. K.

Schema der Leitungsbahnen der Rolandoschen Abteilung der Zentralzone.

(Gruppierung nach konjugierten Strangpaaren.)

Zu Fig. 20.

Motorisch:

1. Pyramidenbahn oder corticospinale Bahn.
2. Corticothalamische Bahn.
3. Rinden-*Form. reticularis*-Rückenmarksbahn oder corticobulbäre Bahn.
4. Rinden-Linsenkernbahn.
   - 4a. Rinden-Linsenkern-Schleifenbahn.
   - 4b. Rinden-Linsenkern-Rotkern-Rückenmarksbahn oder Rubrospinalbahn.
   - 4c. Rinden-Linsenkern-Rotkern-Kleinhirnbahn.
5. Mediale Rindenbrückenbahn (Arnoldsche Bündel s. str.).
6. Rinden-Vierhügelbahn (ad 6. absteig. System aus dem vord. P. d. V. H.)
7. Rindenbahn der bulbären motorischen Hirnnerven.

Sensibel:

I. Hinterstrangbahn oder Hauptschleife.
II. Vorderseitenstrang-Sehhügel-Rindenbahn (cerebrale Abteilung des Gowers-Tract). ad II. Fasern zum roten Kern.
III. Vorderseitenstrang-*Form. reticularis*-Sehhügel-Rindenbahn.
IV. Kleinhirn-Rotkern-Rindenbahn.
   IVa. Via Thalamus.
   IVb. Via Linsenkern.
V. Linsenkern-*Subst. nigra*-Rindenbahn.
VI. Vierhügel-Rindenbahn.
VII. Rindenbahn der bulbären sensiblen Hirnnerven.

Aus der frontalen Abteilung der Zentralzone (nicht gezeichnet!):

1. Rinden-Sehhügelbahn.
2. Rinden-Brückenbahn (?).

I. Sehhügelrindenbahn.

Ferner aus der Hörsphäre: *T. B.* Türksche Bündel.

darunter auch die Sprachbahn, festgestellt (Nr. 7). — Von den sensiblen Leitungsbahnen der Zentralwindungen sind vier deutlich, wenn auch indirekt, aus dem Rückenmark empor zu verfolgen: aus den Hintersträngen via Hinterstrangkerne, Hauptschleife und Sehhügel (Nr. I), aus dem Vorderseitenstrang via Vorderseitenstrangrest und Sehhügel, sowie roten Kern und Linsenkern (Nr. II), ferner via *Formatio reticularis* und Sehhügel, sowie roten Kern und Linsenkern (Nr. III bzw. IVa und IVb). Mindestens je eine Leitungsbahn entstammt dem Kleinhirn via Bindearm, Rotkern und Sehhügel, sowie Linsenkern (Nr. IV), dem Linsenkern inkl. *Substantia nigra* (Nr. V) und den Vierhügeln (Nr. VI). Dazu kommt noch die Zentralbahn der bulbären sensiblen Hirnnerven via Sehhügel (Nr. VII — Nervi V, IX, X, XI — vielleicht auch Vestibularis). So manche der Bahnen dieser schematischen Übersicht ließen sich noch weiter in Spezialbahnen, zumal in gekreuzte und ungekreuzte Anteile, aufgliedern.

Im Gegensatz zu diesem Bahnenreichtum der Rolandoschen Abteilung der Zentralzone ist uns von den aufsteigenden und absteigenden Stabkranzleitungen der frontalen Abteilung, in welcher wir mit Wahrscheinlichkeit speziell die corticale Vertretung des Rumpfes erblicken, wenig Sicheres bekannt. Dieselbe entbehrt allem Anscheine nach einer direkten Corticospinalbahn bzw. eines Pyramidensystems. Sicher festgestellt ist nur je eine indirekte motorische und sensible Bahn via *Thalamus opticus*, sowie ein aufsteigendes Stabkranzblatt unbekannter Herkunft. Vielleicht kommt für den Fuß der ersten Stirnwindung noch ein Anteil an der medialen Rindenbrückenbahn (Arnoldsche Bündel) in Betracht.

Es sei gleich hier eine schematische Übersicht der Leitungsbahnen der Zentralzone (vgl. Fig. 20) sowie ihrer Anordnung in der inneren Kapsel (vgl. Fig. 21) und im Hirnschenkelfuße gegeben (vgl. Fig. 22). In der inneren Kapsel sind zu unterscheiden eine frontale Abteilung, welche fast den ganzen vorderen Schenkel einnimmt und gewisse Stabkranzfelder des Stirnhirns mit den subcorticalen Ganglien, vielleicht auch mit den

I. Übersicht der Leitungsbahnen der

Hirnregion	A. Stabkranz	
	I. Zentrifugale, distalaxone oder motorische Leitungen	
	a) corticofugale Projektionssysteme	b) tiefere Fortleitungen
		A. Rolandosche
1. Oberes Drittel der Zentralwindungen und *Lob. paracentralis* (Feld 2). 2. Mittleres Drittel der Zentralwindungen (Feld 2 b).	1. Corticospinales od. Pyramidensystem (Türk). 2. Corticothalamisches zum lat. Sehhügelkern (Flechsig, Redlich). 3. Corticobulbäres via Hauptschleife (Flechsig). 4. Corticolenticuläres System (?) (Déjerine).	ad 1. Vorderwurzelneurone. ad 2. Kreuzendes Vorderseitenstrangsystem aus dem roten Kern (Monakow, Held). ad 3. Spinale PS aus der *Form. ret.* ungekr. u. gekr. im hint. L. B., gekr. im Seitenstrang (Held, Tschermak). ad 4. a) System aus *Glob. pall.* zur Hauptschleife, teilweise kreuzend via Meynertsche Kom. (Flechsig). b) System aus *Glob. pall.* zum Corp. Luys, teilweise kreuzend via Meynertsche Kom. (Flechsig). c) System aus *Glob. pall.* via Linsenkernschlinge zum roten Kern (Déjerine).
	5. Corticoquadrigeminales zum vorderen Paar der Vierhügel (Beevor und Horsley — auch aus dem hintersten Teil des Fußes der 2. Stirn-W. (?): zentrale und praezentrale oculomotorische Bahn).	ad 5. kreuzendes System aus dem vord. Paar der Vierhügel via Fontänenkreuzung ins hintere L. B. zu den Augenmuskelkernen und in den Vorderstrang (Held); ungekr. Anteil zur Brücke (Münzer u. Wiener).
3. Unteres Drittel der Zentralwindungen (Feld 2 c = 5 b).	1. Corticonucleare Systeme für V, VII, IX, X, XI, XII: lateraler Teil der Arnoldschen Bündel — via Meynerts Bündel vom Fuß zur Haube (Hoche) und via mot. Fußschleife (Flechsig).	ad 1. Motorische Hirnnerven.

Zentralzone oder Bewegungs- und Tastsphäre.

leitungen		Ungekreuzte. B. Assoziations- oder Binnenleitungen	
II. Zentripetale, zentralaxone oder sensible-sensorische Leitungen			
a) corticopetale Projektionssysteme	b) tiefere Zuleitungen	a) corticofugale Assoziations- oder Binnensysteme	b) corticopetale Assoziations- oder Binnensysteme
Abteilung.			
1. PS aus *Glob. pall.* od. *Subst. nigra* (System α, vorwiegend zur vorderen Ce-W.) (Flechsig, bezügl. *S. nigra* Déjerine). 2. PS aus *Glob. pall.* (System γ, vorwiegend zur hint. Ce W.) 3. PS aus dem hint. ventrolat. Thalamuskern oder Schleifenkern Déjerines (System β, vorwiegend zur hint. Ce-W.) (Flechsig).	ad 1 u. 2. a) PS zum *Glob. pall.* im prädors. Längsbündel via Forel-Ganser-sche Kreuzung (Tschermak). b) PS zum *Glob. pall.* via Linsenkernschlinge aus dem roten Kern (bzw. gekr. *Nucl. dent. cerebelli*).		
4. PS aus dem roten Kern (Déjerine). 5. PS aus dem *Centre médian* und schalenförm. Körper (Zentralkern des Thalamus Flechsigs, System δ), vorwiegend zur hinteren Ce-W. (Flechsig).	ad 3 bis 5. a) Hauptschleife aus den Hinterstrangkernen. b) Vorderseitenstrangrest (Gowers, Mott). c) PS aus der *form. ret.* (Endstätte von Schleifen- u. Vorderseitenstrangfasern). d) PS aus dem roten Kern und direkt aus dem Bindearm bzw. gekr. *Nucl. dent. cerebelli.* e) PS im hint. Längsbündel und im prädors. Längsbündel (Tschermak).	*Fibrae arc.* zwischen beiden Zentralwindungen (erstes kurzes Assoziationssystem — Flechsig) und kurze AS zwischen den einzelnen Segmenten der Ce.-W., sowie lange AS von beiderlei Richtung zwischen 2 und 34, 35, 36; AS zwischen 2 *(Lob. paracent.)* und Feld 15. AS zu Feld 16. AS zu Feld 18.	
6. PS aus dem vorderen Paar der Vierhügel (Flechsig).	ad 6. Optische und akustische Leitung.		
1. PS aus dem vord. ventrolat. Thalamuskern (System ε — teilw. via vorderen Sehhügelstiel) (Flechsig). 2. PS aus der *Subst. nigra* (Déjerine).	ad 1. Zentralsysteme der sens. Hirnnerven (Edinger, Ramon y Cajal, Wallenberg u. a.).	ebenso AS zwischen Feld 2c und 11. AS zwischen 2 (2c ?) und 12.	

I. Übersicht der Leitungsbahnen der

(Fort

Hirnregion	A. Stabkranz I. Zentrifugale, distalaxone oder motorische Leitungen b) corticofugale Projektionssysteme	b) tiefere Fortleitungen
	A. Rolandosche	
	2. Corticopontines PS, mediale Großhirnrinden-Brückenbahn zum Brückengrau und zur *Subst. nigra* (medialer Teil der Arnoldschen Bündel — Déjerne, Flechsig). 3. Corticothalamisches PS (Bechterew).	ad 2. Pontinocerebellares PS und pontinospinales PS (?).
	B. Frontale	
1. Fuß der ersten Stirnwindung (Feld 8) u. Mittelstück des *Gyr. fornicatus* (8 b).	1. Corticothalam. PS via hint. ob. Sehhügelstiel (Flechsig). 2. Corticopontines PS (?) (kein Pyramidensystem!).	ad 1. Rotkernsystem u. Systeme der *Form. retic.* (vgl. oben). ad 2. Pontino-cerebellares PS u. Pontino-spinales PS (?).
2. Zweites und drittes Viertel der ersten Stirnwindung (15) und vorderes Drittel des *Gyr. fornicatus* (15 a).	1. Corticothalam. PS zum med. Thalamuskern (? Déjerine). 2. Corticopontines PS (?) (kein Pyramidensystem!).	ebenso

medialen Bündeln des Hirnschenkelfußes verbindet. Es folgt im hintersten Teile des Vorderschenkels, im Knie und etwa im ersten, zweiten und dritten Viertel des Hinterschenkels die mittlere oder zentrale Abteilung mit den Stabkranzbündeln der Rolandoschen Region und wohl auch der hippocampischen Zone. Die Fasern dieser Abteilung treten zum Teil in Beziehung zu den subcorticalen Ganglien, anderenteils jedoch ziehen sie in den Fuß, sowie in die Haube des Hirnschenkels. Nach den Reizversuchen am Orang (Beevor u. Horsley) und nach den damit wesentlich übereinstimmenden klinischen Befunden am Menschen (Zusammenfassung bei Ferrier, Vetter) besteht hier folgende Anordnung[1]). Es liegen hintereinander die oculomotorische

[1]) Ferrier, On cerebral localis. D. Üb. 1892; Beevor und Horsley, Philos. Trans. B. 1890, p. 55; Vetter, Volkmanns S. klin. Vortr. Nr. 165, 1896.

Zentralzone oder Bewegungs- und Tastsphäre.

…etzung.)

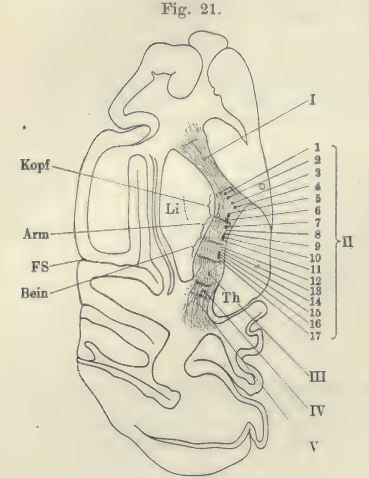
…leitungen		B. Ungekreuzte Assoziations- oder Binnenleitungen	
II. Zentripetale, zentralaxone oder sensible-sensorische Leitungen			
a) corticopetale Systeme	b) tiefere Zuleitungen	a) corticofugale Assoziations- oder Binnensysteme	b) corticopetale Assoziations- oder Binnensysteme
…Abteilung.			
	a) im dorsolat. Feld der *F. retic.* b) in der Hauptschleife (nucleothalam. und nucleocortic. (?) PS, zum Teil als sens. Fußschleife von der Hauptschleife gesondert). c) im hinteren Längsbündel.		
…Abteilung.			
PS aus dem dorsolat. Thalamuskern (System ζ via vord. Sehhügelstiel) (Flechsig).	Vgl. oben.	AS zwischen Feld 8 und 15 (Flechsig).	
1. PS aus dem dorsolat. Thalamuskern (System ζ via vord. Sehhügelstiel zu Feld 15 a) (Flechsig). 1 a. PS aus dem med. Thalamuskern via vord. Sehhügelstiel z. Feld 15 (Flechsig). 2. Stabkranzblatt aus dem mittl. Teil des vorderen Schenkels der inn. Kapsel zu Feld 15 a und 15 (Flechsig).		AS zwischen Feld 15 und 8 (Flechsig). AS zwischen Feld 15 und 2 *(Lob. paracentralis)* (Flechsig).	

Rindenvierhügelbahn (Nr. 6, für den Menschen — Pierret, Gowers), die Bahn der bulbären motorischen Nerven, zuerst Facialis (hinterster Teil des Vorderschenkels und Knies), dann Hypoglossus (Knie und vorderster Teil des Hinterschenkels), hierauf Accessorius (Phonation — vereinigt unter Nr. 7). Die nunmehr folgenden Pyramidenbahnen nehmen etwa die vorderen zwei Drittel des Hinterschenkels ein, und zwar reihen sich aneinander die motorischen Leitungen für die obere Extremität (darunter die Armfasern im ersten und zweiten Viertel), dann jene für den Rumpf (für den Menschen — Nothnagel) und für die untere Extremität (vgl. Nr. 1, 2, 3, 4, 5). Es liegen also zuvorderst die Bahnen aus dem unteren, dann jene aus dem mittleren Drittel der Zentralwindungen, endlich die aus dem Fuße der ersten Stirnwindung, dem obersten Drittel der Zentralwindungen und dem *Lobus paracentralis.*

Anordnung der Leitungsbahnen in der inneren Kapsel (mittleres Höhendrittel).

Kombiniert nach Beevor u. Horsley (bei Ferrier), Vetter, Monakow.

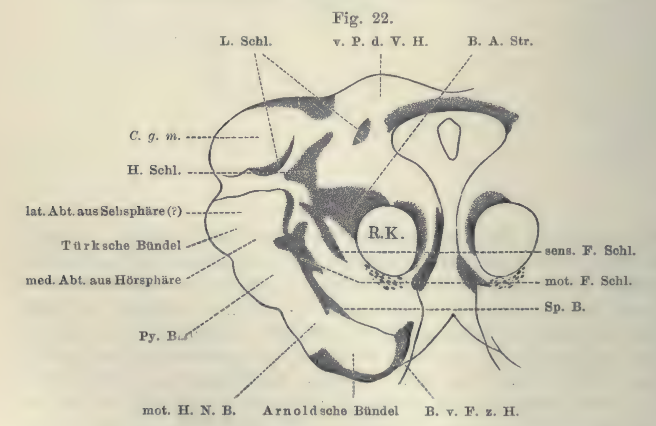
Fig. 21.



I. Frontale Abteilung.
II. Zentrale Abteilung, motorische Bahnen der Zentralzone.
  1. Wendung der Augen nach der Gegenseite.
  2. Wendung der Augen nach derselben Seite.
  3. Bewegung des Mundes nach der Gegenseite.
  4. Wendung des Kopfes nach der Gegenseite.
  5. Bewegung der Zunge.
  6. Retraktion des Mundes.
  7. Schulter.
  8. Ellbogen.
  9. Handgelenk.
  10. Finger.
  11. Daumen.
  12. Rumpf.
  13. Hüfte.
  14. Fußgelenk.
  15. Knie.
  16. Große Zehe.
  17. Zehen.
III. Sensible Bahnen der Rolandoschen Abteilung und der hippocampischen Zone.
IV. Temporale Abteilung.
V. Occipitale Abteilung.

Anordnung der Leitungsbahnen im Hirnschenkel.

Fig. 22.



v. P. d. V. H.	Vorderes Paar der Vierhügel.	Py. B.	Pyramidenbahn.
C. g. m.	*Corpus geniculatum mediale.*	sens. F. Schl.	Sensible Fußschleife.
L. Schl.	Lateralschleife.	mot. F. Schl.	Motorische Fußschleife.
H. Schl.	Hauptschleife.	mot. H. N. B.	Motorische Hirnnervenbahnen.
B. A. Str.	Bindearmstrahlung.	Sp. B.	Sprachbahn.
R. K.	Roter Kern.	B. v. F. z. H.	Bündel vom Fuß zur Haube.

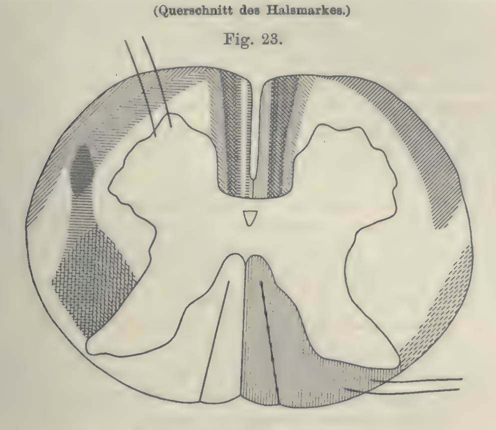
Als Abweichung von der corticalen Anordnung sei die Einschiebung der Rumpffasern zwischen den Extremitätenbahnen [1]) und die gleichsinnige Spezialgliederung der letzteren (statt der gegensinnigen in der Rinde!) hervorgehoben.

Die sensiblen Leitungen der Rolando schen Region, also die Taststrahlung im weiteren Sinne (Flechsig), laufen relativ weiter hinten und in höheren Schichten als die motorischen. Im oberen Höhendrittel der inneren Kapsel

Anordnung der Langfasersysteme, speziell der cerebralen Leitungsbahnen, im Querschnitt des Rückenmarkes.

(Querschnitt des Halsmarkes.)

Fig. 23.



I. Motorische Fasersysteme.

Gekreuzt:	Ungekreuzt:
Pyramidenseitenstrangsystem.	**Pyramidenvorderstrangsystem.**
Seitenstrangsystem aus dem roten Kern der Haube.	
Seitenstrangsystem und Vorderstrangsystem aus den Zentral- und Lateralkernen der *Formatio reticularis.*	Vorderstrangsystem aus den Zentral- und Lateralkernen der *Formatio reticularis.*
Vorderstrangsystem aus den Vestibularisendkernen.	Vorderstrangsystem und Seitenstrangsystem aus den Vestibularisendkernen.
Vorderstrangsystem aus dem vorderen Paare der Vierhügel (optisch-akustische Reflexbahn).	

II. Sensible Fasersysteme.

Tiefgekreuzt: (?)	Ungekreuzt:
Vorderseitenstrangsystem nach dem Kleinhirn *(Gowers-tract).*	**Hinterstrangsystem.**
Vorderseitenstrangsystem nach Vierhügel und Sehhügel.	Kleinhirnseitenstrangsystem.
Vorderstrangsystem des hinteren Längsbündels.	Vorderstrangsystem des hinteren Längsbündels.

nehmen sie den ganzen Hinterschenkel ein, in der mittleren Höhe liegen sie im hinteren Drittel, hinter und neben der Pyramidenbahn (Charcot), in der untersten Stufe ist die Kapsel frei von sensiblen Leitungen für die Zentralzone (Flechsig, 1904, S. 220). Das hinterste Viertel der *Capsula*

[1]) Vgl. jedoch die Anmerkung 1 oben auf S. 96, sowie S. 41.

interna ist noch in eine temporale Abteilung zu scheiden, welche die Hörstrahlung und die Türkschen Bündel zum Hinterschenkelfuß enthält, und in eine hinterste occipitale Abteilung, durch welche die Sehstrahlung zieht. Jene Region, in welcher die sensiblen Bahnen der Zentralzone wie die sensorischen Bahnen der hippocampischen Zone, der Hörsphäre und der Sehsphäre eng geschlossen verlaufen, hat Charcot als sensiblen Kreuzungspunkt (*Carrefour sensitif*) bezeichnet.

Das vorstehende Schema nach Ferrier und Vetter ist auf Grund der später zu erwähnenden Reizversuche von Horsley und Beevor entworfen (siehe Fig. 21 a. S. 150).

Im Hirnschenkelfuß (vgl. Fig. 22) gruppieren sich die Leitungen aus der frontalen (?), aus der zentralen und der temporalen, vielleicht auch aus der occipitalen Abteilung der inneren Kapsel so, daß die bisher vorn gelagerten Bündel medial, die bisher hinten gelagerten lateral zu liegen kommen. Es folgen somit von innen nach außen die Arnoldschen Bündel oder die mediale, frontale Großhirnrinden-Brückenbahn aus dem unteren Drittel der vorderen Zentralwindung und vielleicht aus der ersten Stirnwindung, dann die Bahn der bulbären motorischen Hirnnerven, hierauf die Pyramidenbahn, welche wenigstens in der Regel speziell in den proximalen Abschnitten des Fußes das dritte Viertel einnimmt, und endlich die Türkschen Bündel oder die laterale, temporale Großhirnrinden-Brückenbahn, welche sicher im wesentlichen aus der Hörsphäre stammt. Die lateralste Faserlage kommt vielleicht aus dem Occipitallappen; sie könnte eine direkte Bahn aus der Sehsphäre zu den Augenmuskelkernen darstellen. (Hösel[1]), Bechterew und Gerwer, ähnlich wie früher Flechsig; Déjerine bestreitet einen occipitalen Zuwachs zu den Türkschen Bünden.) — Endlich sei ein Schema der Anordnung der Langfasersysteme, speziell der cerebralen Leitungsbahnen, im Querschnitt des Rückenmarkes gegeben (vgl. Fig. 23 a. v. S.)

a) Motorische Projektions- oder Stabkranzbahnen der Zentralzone.

1. Pyramidenbahn.

Das wichtigste und bestbekannte motorische System der Zentralzone ist die Pyramidenbahn oder das corticospinale System. Ihre Herkunft aus der Rolandoschen Region wurde von Türk, genauer von Charcot erkannt, ebenso ihr Verlauf durch den Hirnschenkelfuß, die Pyramide des verlängerten Markes und die Pyramidenkreuzung ins Rückenmark hinunter. Die Ursprungsstätte des Pyramidensystems innerhalb jener Rindenregion wurde jedoch erst in letzter Zeit durch die Myelogenese, die Rindenhistologie und die sekundäre Degeneration[2]) genau festgestellt. Es kommen dafür nur die oberen zwei Drittel der vorderen Zentralwindung (2, 2b), die vordere Hälfte des *Lobus paracentralis* (2) und vereinzelte Stellen des vorderen Abhanges der hinteren Zentralwindung in Betracht. Die Fasern

[1]) Arch. f. Psychiat. **36**, 479, 1902 und **39**, H. 1, 1904. — [2]) Bei isolierter Unterminierung weiter Strecken der hinteren Zentralwindung beim Menschen (Flechsig), ebenso bei umschriebener Verletzung derselben bei Anthropoiden (Sherrington) tritt keine absteigende Degeneration ein, speziell keine solche des Pyramidensystems. Déjerine hingegen läßt die Pyramidenbahn nicht bloß aus beiden Zentralwindungen, sondern auch aus den angrenzenden Teilen der Stirn- und Scheitelwindungen entspringen.

entspringen aus den Riesenpyramidenzellen. Hingegen entsendet die frontale Abteilung der Zentralzone (Feld 8, 8b — trotz ihres Gehaltes an Riesenpyramidenzellen! — ferner 15a, 15) keine Pyramidenfasern (Flechsig, S. 90, 95). Die Pyramidenfasern treten in das mittlere Höhendrittel der inneren Kapsel, während das obere davon frei bleibt; sie passieren die Mitte des Hinterschenkels und gelangen in das dritte Viertel des Hirnschenkelfußes (von innen gerechnet, Flechsig). Die aus den einzelnen Höhenabschnitten entspringenden Fasergruppen lagern sich im Hirnschenkelfuß, welcher überhaupt nur absteigende Fasern (Bechterew, Rossolimo, Lewandowsky) aus der Hirnrinde, nicht auch solche aus den subcorticalen Ganglien führt (Déjerine), in der Weise, daß sie um so mehr medial zu liegen kommen, je mehr basal sie in der Rinde entspringen (Déjerine, Flechsig). Bei der Kreuzung im verlängerten Mark (Collateralen zur unteren Olive der gleichen Seite [R. y Cajal, Lewandowsky] wie der Gegenseite [Rothmann, Probst]) trennt sich, wenigstens beim Menschen, von dem in die mediodorsale Region des kontralateralen Seitenstranges übertretenden Hauptbündel ein ungekreuztes Pyramiden-Vorderstrangsystem (Fr. Franck u. Pitres, Moeli, Löwenthal, Muratoff, Mott, Déjerine u. Thomas u. a.) und nur inkonstant eine geringe Zahl ungekreuzter Pyramiden-Seitenstrangfasern (Rothmann). Die Verteilung und der Verlauf der Pyramidenbahn unterliegt nicht unerheblichen individuellen Schwankungen (Flechsig, 1876, Obersteiner, 1902). Die Einstrahlung der Pyramiden-Seitenstrangfasern in die graue Substanz des Rückenmarks ist nur bis in den *Processus reticularis* bzw. in den lateralen Teil der Vorderhornbasis hinein zu verfolgen. (Lewandowsky am Affen und Hund, Rothmann am Affen, Hoche am Menschen[1]). Kreuzung einer Anzahl von Pyramidenfasern im Balken und Absteigen durch den kontralateralen Hirnschenkelfuß wurde zuerst durch Marchi und Algheri (1887) angegeben. Sandmeyer und Muratoff bestritten dies, jedoch wurde jener Befund bestätigt von M. Vierhuff, Mellus, Sherrington, Ugolotti (bezüglich des Menschen[2]).

2. Corticothalamisches System.

Dasselbe wurde von Redlich (1897) auf Grund sekundärer Degeneration an der Katze, von Flechsig (S. 183, 187 ff.) und von Bechterew myelogenetisch am Menschen festgestellt. Mellus fand einen durch Vermittelung des Balkens kreuzenden Anteil (1900). Aus dem Thalamus gelangen als Fortsetzung absteigende Fasern zum roten Kern (Probst; van Gehuchten, Lewandowsky contra) und zur *Formatio reticularis*, so daß deren absteigende Spinalsysteme indirekt an den Sehhügel angeschlossen erscheinen (Probst[3]).

---

[1]) Bezüglich des Details und der Anomalien der Pyramidenkreuzung inkl. des Spillerschen Bündels (Spiller, Brain **22**, 563, 1899 u. Neurol. Zentralbl. 1902, S. 534; Stewart, ebenda 1902, S. 747; Probst, J. B. f. Psychiat. **20**, 181 u. Monatsschr. f. Psychiat. **6**, 91, 1899) und des Pickschen Bündels (Pick, Arch. f. Psychiat. **21**, 636, 1890 u. Névraxe **5** (1903); Schaffer, Neurol. Zentralbl. 1890, Nr. 15; Heard, Obersteiners Arb. 1894, S. 72; Hoche, Arch. f. Psychiat. **30**, 103, 1898; Ugolotti, Riv. di pat. 1902, p. 408; Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 126), s. die Lit. Bezüglich Pyramidenvariation in der Säugetierreihe Bechterew, Med. Obosr. 1890, Nr. 13—14; R. Hatschek, Obersteiners Arb. **10** (1903). — [2]) Allerdings ist meines Erachtens eine Mitläsion der anderen Hemisphäre infolge von Zirkulationsstörung nicht sicher auszuschließen. — Am Hunde entspringt nach Löwenthal (Sekundärdegeneration) die Pyramidenbahn ausschließlich vom *Gyrus sigmoides* und der angrenzenden Zone des *Gyrus coronalis*, also aus dem Verbreitungsbezirke der Riesenpyramidenzellen nach Kolmer. In der inneren Kapsel nimmt sie das Knie ein, dahinter sollen Bahnen aus der Parietalrinde, endlich aus dem *Gyrus sylviacus medius* und *ectosylvius medius* folgen. — [3]) Für ein aus dem Thalamus selbst (nicht aus dem roten Kern oder der *Formatio reticularis*) absteigendes Spinalsystem sind Bechterew und Sakowitsch (Neurol. Zentralbl. 1897, S. 1074), Wallenberg (Neur. Zentralbl. 1897, S. 1074 bzw. 1901, S. 50), Collier u. Buzzard (Brain **24**, 179, 1901) eingetreten. Probst contra, Arch. f. Psychiat. **30** (3); **33** (1 und 3); **34** (1 und 3); **35** (1 und 3), ebenso Lewandowsky

Déjerine, Compt. rend. soc. biol. 1893, p. 193. — Derselbe und Thomas, Ebenda 1896, p. 157, 159. — Fr. Franck u. Pitres, Gaz. méd. Paris 1880, p. 152. — van Gehuchten, Névraxe **5**, 1, 1903. — Hoche (Affe, Mensch), Arch. f. Psychiat. **30**, 103, 1898. — Langley u. Grünbaum, Journ. of Physiol. **11**, 606, 1890. — Lewandowsky, Arch. f. Physiol. 1903, Suppl., S. 501; Leitungsbahnen 1904, S. 109, 125. — Loewenthal, D. J., Genf 1883; Int. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1903, Nr. 5 bis 7. — Marchi u. Algheri, Riv. sperim. 1887, p. 200. — Marie und Guillain, Compt. rend. soc. biol. 1903, p. 745. — Mellus, Proc. Roy. Soc. **55**, 208, 1894; **56**, 206, 1895; **58**. — Moeli, Arch. f. Psychiat. **14**, 173, 1883. — Mott, Journ. of Physiol. **15**, 464, 1894. — Muratoff, Neur. Zentralbl. 1893, S. 714 u. 1895, S. 482; Arch. f. Anat. 1893, S. 97. — Probst, Monatsschr. f. Psychiat. **6**. — Redlich (Katze), Neur. Zentralbl. 1897, S. 81; Monatsschr. f. Psychiat. **5**, 41, 1899. — Rothmann (Hund, Affe), Neur. Zentralbl. 1896, S. 494, 532, 547; 1900, S. 1055; Arch. f. Psychiat. 1900, S. 292; Berl. Kongr. inn. Med. 1901; Arch. f. Physiol. 1903, Suppl., S. 509. — Russel, Brain 1898. — Rutishauser, Monatsschr. f. Psychiat. **5**, 161, 1898. — R. Sand, Obersteiners Arb. **10** (1903). — Sandmeyer, Zeitschr. f. Biol. 1891, S. 177. — M. Schiff, Zentralbl. f. Physiol. 1893, S. 7. — Sherrington, Journ. of Physiol. **10**, 429, 1889; **11**, 121 u. 399, 1890; Lancet 1894, p. 265. — Ugolotti (Mensch), Riv. sperim. di fren. 1901, p. 38. — M. Vierhuff, Doppels. abst. Deg. nach einseitigen Hirnverletzungen, D. J., Dorpat 1894.

3 u. 5. Corticopontine und corticobulbäre Systeme.

(Vgl. Flechsig, 1904, S. 185 bis 187). Die Rolandosche Abteilung — nach Déjerine ganz speziell das untere Viertel der Zentralwindungen (Feld 2c = 5b) — entsendet ferner motorische Leitungen zum Brückengrau, zur *Substantia nigra* (Déjerine) und durch die Hauptschleife zur *Formatio reticularis* der Brückenregion (Flechsig). Hieran beteiligt sich vielleicht auch die frontale Abteilung der Zentralzone (8 und 8b, 15a und 15), nach Déjerine auch das Feld 11. Die corticopontinen Systeme treten durch die innere Kapsel hauptsächlich, wenn auch nicht ausschließlich (Lewandowsky), in die mediale Abteilung des Hirnschenkelfußes, in die sog. Arnoldschen Bündel, deren äußerer Anteil jedoch von den corticonuclearen Systemen gebildet wird. Durch den teils gekreuzten, teils ungekreuzten Anschluß des Brückengraus an den mittleren Kleinhirnschenkel, welcher aber auch cerebellofugale Fasern führt (R. y Cajal, Bechterew, Mingazzini, Orestano, Lewandowsky), wird eine corticofugale Leitungsbahn von der Zentralzone durch die Brücke nach der Kleinhirnhemisphäre, wesentlich der Gegenseite, hergestellt. Ob sich an die mediale Großhirnrinden-Brückenbahn ein pontinospinales System anschließt, ist noch nicht sicher. (Vgl. Bechterew, Neur. Zentralbl. 1885, S. 121, betr. ein ungekreuztes Vorderstrangsystem; Held beschreibt gekreuzt wie ungekreuzt zur *Formatio reticularis* aufsteigende Fasern; Redlich, 1897, 1899; Mott, 1898; Probst, 1902.)

Andererseits vermag die Rolandosche Region, speziell die oberen zwei Drittel der vorderen Zentralwindung, durch das corticobulbäre System in der Hauptschleife (Deiters, Monakow, Kohnstamm, Probst, van Gehuchten, Flechsig) wohl auf die Leitungen zu wirken, welche aus dem oberen, mittleren und unteren Zentral- bzw. Lateralkern der *Formatio reticularis* (Flechsig), speziell aus dem *Nucleus reticularis tegmenti pontis* (Bechterew), teils ungekreuzt in den Vorderstrang, teils gekreuzt in den Vorderstrang (Held, Boyce, Tschermak, Kohnstamm, Probst)

(Leitungsbahnen 1904, S. 107). Vgl. auch Tarasewitsch (Thalamus und Linsenkern), Arb. a. d. Inst. Obersteiner **9**, 255, 1902 und Wallenberg, Anat. Anz. 1902, S. 289. — Unbekannter Herkunft, vielleicht auch aus dem Thalamus oder Linsenkern ist die absteigende zentrale Haubenbahn zur oberen Olive (Bechterew, Neur. Zentralbl. 1885, S. 194 u. 1901, S. 194; Flechsig, ebenda, 1885, S. 196; Hellweg, Arch. f. Psychiat. **26**, 296, 1894; Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 117; Luys, Compt. rend. **119**, 552, 1894 und Compt. rend. soc. biol. 1896, p. 1000; Probst, J. B. für Psychiat. **23** (3), 1903.

sowie in den Seitenstrang des Rückenmarks (Tschermak, bestätigt von Probst, Collier u. Buzzard, Lewandowsky) absteigen. (Der Fasc. Thomasi [Thomas, Kohnstamm] entspringt nach Lewandowsky in der *Form. retic medullae* und gelangt ungekreuzt in den Seitenstrang des Halsmarks.) Das Gegenstück zu diesen Bahnen sowie zu der unter 2 erwähnten Bahn bilden die aus der *Formatio reticularis* aufsteigenden Bahnen, welche in den Thalamus und weiterhin in die Zentralzone gelangen.

Boyce, Neurol. Zentralbl. 1894, S. 466. — Deiters, Untersuchungen 1865, S. 191. — van Gehuchten, Névraxe **5** (1903). — Held, Arch. f. Anat. 1891, S. 271; 1892, S. 257; Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. **18**, Nr. 6, 1892. — Hösel, Monatsschr. f. Psychiat. **6** (3), 1899; **7** (4), 1900. — Kohnstamm, Monatsschr. f. Psychiat. **8**, 261, 267, 281, 1900. — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 109, 113 bis 115, 121 bis 123, 127. — Monakow, Arch. f. Psychiat. **14**, 8, 1883; Haubenregion, Berlin 1895 (Arch. f. Psychiat. **27**). — Mott, Journ. of Physiol. 1898, p. XXXV. — Probst, Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. **15**, 192, 1899; **17**; Monatsschr. f. Psychiat. 1899, 1900, 1901, 1902; Jahrb. f. Psychiat. **20**, **21**; Wien. klin. Wochenschr. 1898, 1902, Nr. 37; Arch. f. Physiol. 1901, S. 357; 1902, Suppl., S. 147. — Pusateri, Riv. di pathol. nerv. 1896. — R. Sand, Obersteiners Arb. **10** (1903). — Thomas, Journ. de physiol. 1899, p. 1. — Tschermak, Arch. f. Anat. 1898, S. 291 bis 402, speziell S. 396 bis 373 (s. dort auch weitere Litteratur); Neur. Zentralbl. 1899, Nr. 15, 16.

4. Corticolenticulares System.

Eine absteigende Bahn von den Zentralwindungen nach dem Linsenkern, weiterhin durch die Linsenkernschlinge nach dem roten Kern ist noch nicht ganz sichergestellt (Déjerine). Durch dieselbe würde die Zentralzone auf das kreuzende rubrospinale System (Held, 1890) wirken, welches als Monakowsches Bündel oder *Fasciculus intermediolateralis* in die Intermediärzone des Seitenstranges absteigt, teilweise allerdings im Seitenstrangkern endigt (Probst, 1902, Lewandowsky). Eine weitere Verbindung durch den Bindearm nach dem Kleinhirn wird unten zu erwähnen sein. — Aus dem Linsenkern selbst wurde ein absteigendes System in die Hauptschleife und nach dem Luysschen Körper, beide Systeme teilweise kreuzend, festgestellt. (Langley und Grünbaum am Hund, Monakow, 1895, Flechsig, 1904, S. 62 am Menschen[1]).

Déjerine, Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 226 u. 725. — Langley und Grünbaum, Journ. of Physiol. **11**, Suppl., 606, 1890. — Bezüglich des Spinalsystems aus dem roten Kern: Bechterew, Neur. Zentralbl. 1897, S. 1074 und 1901, S. 286. — Collier u. Buzzard, Brain **24**, 177, 1901. — Fraser, Journ. of Physiol. **28**, 366, 1902. — Held, Neur. Zentralbl. 1890, Nr. 16, S. 481; Arch. f. Anat. 1891, S. 271; 1892, S. 257. — Kohnstamm, Monatsschr. f. Psychiat. 1900, S. 261 (absteigende Spinalbahnen des Hirnstammes überhaupt). — Langley u. Grünbaum, Journ. of Physiol. **11**, Suppl., 606, 1890. — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 107 bis 109. — Monakow, Arch. f. Psychiat. **22** (1). — Pavlow, Bull. Acad. de Belg. 1900, p. 158; Névraxe **1**, 251, 1900. — Probst, Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. **15**, 192, 1899 u. Arch. f. Psychiat. **35**, 727; Arch. f. Anat. 1901, S. 357; 1902, Suppl., S. 147 (Spinalbahnen des Hirnstammes überhaupt). — Rothmann, Monatsschr. f. Psychiat. **10**, 363. — Tarasewitsch, Obersteiners Arb. **9**, 255, 1902. — Thomas (faisceau triangulaire prépyramidal), Journ. de physiol. **1**, 47, 1899. — Tschermak, Arch. f. Anat 1898, speziell S. 365 bis 369 (daselbst weitere Literatur).

---

[1]) Vgl. auch B. D. Myers (Arch. f. Anat. 1902, S. 347 — Kommissuren am Boden des dritten Ventrikels); ferner Edingers basales Vorderhirnbündel aus dem *Nucleus caudatus* und Putamen zum *Thalamus opticus* und weiter abwärts (Ber. d. Senckenberg. Ges. 1888, S. 91). — Ein absteigendes Rindensystem (aus dem Stirnlappen ?) zum *Corpus striatum* beim Hund und Affen beschrieb Marinesco (Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 77). Vgl. auch das retikulierte corticocaudale Bündel von Obersteiner und Redlich (Arb. a. d. Inst. Obersteiner **8**, 286, 1901).

6. Corticoquadrigeminales System.

Bezüglich der Leitungsbahn, welche nach den Reizergebnissen von der präzentralen Region, beim Menschen speziell vom hintersten Teile des Fußes der zweiten Stirnwindung, nach den Augenmuskeln führt, liegt der Befund von Horsley und Beevor am *Macacus* vor, daß Läsion jenes Focus bzw. der Zentralzone — nicht aber Verletzung des Stirnlappens — eine absteigende Degeneration bis zum vorderen Paare der Vierhügel bewirkt[1]). Als Gegenstück fand Flechsig ein von dort nach den Zentralwindungen aufsteigendes System. Der Hauptteil des Fußes der zweiten Stirnwindung, dessen Läsion zu motorischer Agraphie führt (Feld 18), entbehrt nach Flechsig (S. 184, 186) der Stabkranzbündel; die Innervation des Armes zur Schreibbewegung geht vom mittleren Drittel der vorderen Zentralwindung aus. Vom tiefen Grau des vorderen Paares der Vierhügel steigt das optisch-akustische Reflexsystem (Held, 1890) ab, welches zu den Augenmuskelkernen und hinab bis ins Halsmark gelangt (— ein ungekreuzter Anteil zur Brücke, Münzer u. Wiener; s. Näheres unter Sehsphäre).

7. Corticonucleare Systeme

(Zentralbahn der bulbären motorischen Hirnnerven, Sprachbahn, innere Abteilung der Arnoldschen Bündel; Flechsig, 1904, S. 185 bis 186.)

Aus dem unteren Drittel (bzw. aus der *Pars opercularis*) der vorderen Zentralwindung und des vorderen Abhanges der hinteren sowie aus dem hintersten Grenzrande der dritten Stirnwindung entspringen die Zentralsysteme der bulbären motorischen Hirnnerven, bzw. des 5., 7., 9., 10., 11., 12. Die vereinzelten Pyramidenfasern, welche bei Verletzung jener Region degenerieren, sind wohl im wesentlichen nur aberrierte Fasern jener Systeme. Die corticonuclearen Systeme laufen durch das Knie der inneren Kapsel, sowie durch den lateralen Rand des ersten Fünftels ihres hinteren Schenkels (Déjerine) und gelangen in den Hirnschenkelfuß, wo sie zunächst medial von der Pyramidenbahn — also in das zweite Viertel (von innen gerechnet) — zu liegen kommen (Déjerine, Flechsig). Der weitere Verlauf ist individuell sehr wechselnd und geschieht teils lateral- und dorsalwärts als accessorische Schleife nach Bechterew, motorischer Schleifenanteil nach Hoche, *Tractus cortico-bulbaris* nach Spitzka und Edinger, motorische Fußschleife oder Pyramidenschleifenbahn (Flechsig), teils medial- und dorsalwärts als Bündel vom Fuß zur Haube (Hoche). Knapp vor dem Eintritt in die motorischen Hirnnervenkerne erfahren die Systeme eine nicht vollständige Kreuzung (Hoche). Beim Hund zeigt die Facialisbahn einen analogen Verlauf (Muratoff nach sekundärer Degeneration). — Bezüglich der Augenmuskelkerne dürfte gleichwie für die bulbären motorischen Kerne eine direkte Rindenbahn durch den Hirnschenkelfuß bestehen (J. Piltz für die präzentrale okulomotorische Bahn, medial von der Pyramidenbahn; Hösel für die occipitale okulomotorische Bahn, lateral von der Pyramidenbahn). Sichergestellt ist eine indirekte Haubenbahn aus der Präzentralregion wie aus der Sehsphäre durch Vermittelung des Vierhügelgraus, weiterhin der optisch-akustischen Reflexbahn Helds.

Die Innervation des Facialis, Accessorius und Hypoglossus zur Sprachartikulation geschieht durch besondere Fasern, welche von jenen für andere Innervationsformen derselben Nerven und Muskeln verschieden sind. Dieselben sind ganz vorwiegend linkerseits entwickelt und werden als Sprachbahn bezeichnet. Ihr

---

[1]) Beim Hund erhielt J. Piltz (Neur. Zentralbl. 1902, S. 482) nach ausgedehnter Zerstörung der sog. Augenregion H. Munks absteigende Degeneration nach der lateralen Abteilung des Hirnschenkelfußes, zum vorderen Paare der Vierhügel sowie nach dem Sehhügel. Nach Läsion der Reizstelle für Augenbewegung im *Gyrus sigmoides anterior* fand sich absteigende Degeneration im vorderen Schenkel der inneren Kapsel und in der medialen Abteilung des Hirnschenkelfußes nach den Oculomotoriuskernen. Auch Muratoff (Neurol. Zentralbl. 1893, S. 259; Arch. f. Anat. 1893, S. 97) und Boyce haben absteigende Fasern aus dem Hirnschenkelfuß zum vorderen Paar der Vierhügel verfolgt.

Ursprung ist jedoch nach Flechsig (S. 186) entgegen den bisherigen Annahmen, speziell Déjerines und Monakows, gleichfalls im unteren Drittel der vorderen Zentralwindung und im hintersten Grenzrande der dritten Stirnwindung zu suchen, nicht in dem Brocaschen Rindenfelde, welches nach Myelogenese wie Sekundärdegeneration eines Stabkranzes bzw. eines direkten motorischen Projektionssystems entbehrt. Doch verlaufen nach dem klinischen Befunde isolierter subcorticaler Sprachstörung (Anarthrie) die Sprachsysteme des 7., 11., 12. einigermaßen gesondert von den übrigen corticonuclearen Fasern. Sie gelangen längs des oberen Randes der Insel (Wernicke) in das Knie und den vordersten Teil des Hinterschenkels der *Capsula interna* (Freund, Monakow); im Hirnschenkelfuße liegen sie mediodorsal vom Pyramidenfelde und zugleich lateral von der Hypoglossusleitung (Raymond und Arnaud). Nach Mingazzini steigen sie weiterhin durch die lateralen pontinen Bündel in die Schleifenregion auf; bereits am oberen Rande der Brücke findet eine teilweise Kreuzung und damit ein Vermischung mit den anderen Faserarten statt (Markowski).

Neben der direkten corticonuclearen Bahn durch den Hirnschenkelfuß scheinen die bulbären motorischen Nerven noch eine indirekte durch Vermittelung des Sehhügels zu besitzen. Für den Facialis wenigstens ist M. Borst zu dem Schlusse gelangt, daß außer der direkten Willkürbahn noch eine indirekte Haubenbahn für psychische Emotionen besteht (psychoreflektorische Facialisbahn). Economo wies ein corticothalamisches System neben dem pedunkularen für die Kaubewegung beim Kaninchen nach.

Bickeles, N. Zentralbl. 1901, S. 945. — Borst, N. Zentralbl. 1901, S. 155. — Déjerine, Mém. soc. biol. 1893, p. 193. — Economo, Pflügers Arch. **91**, 629, 1902. — Galassi, La rif. med. 1892, Jan. — Hoche, Arch. f. Psychiat. **30**, 103, 1898. — Hösel, Arch. f. Psychiat. **36**, 479, 1902 u. **39** (1), 1904. — Kölliker, Handb. d. Gew. Lehre, 6. Aufl., **2**, 234, 275, 1896. — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 122 bis 124. — Markowski, Arch. f. Psychiat. **23**, 367, 1891 (auch Inaug.-Dissert. Dorpat 1890). — Mellus, Proc. Roy. Soc. **58**. — Muratoff, Neurol. Zentralbl. 1893, S. 259; Arch. f. Anat. 1893, S. 97. — J. Piltz, N. Zentralbl. 1902, S. 482. — Probst (Katze, Mensch), D. Zeitschr. f. Nervenheilkunde **15**, 192, 1899; J. B. f. Psychiat. **23**, 72, 1903. — Romanow, N. Zentralbl. 1898, S. 593. — Schütz, Neurol. Zentralbl. 1902, S. 885. — Spitzka, New York Med. Journ. 1888, p. 406. — Sutherland Simpson, Journ. of Phys. **27**, 10, 1901. — Trapeznikow (Corticonucl. B. vom *Ggr. comp. ant.* des Hundes). Über die zentr. Innervation des Schluckens. D. J. Petersburg 1897. — Weidenhammer (Russ.), Ref. Neurol. Zentralbl. 1898, S. 593.

b) Sensible Projektions- oder Stabkranzbahnen der Zentralzone.

Die zuführenden Leitungsbahnen der Zentralzone nehmen ihren Weg durch den Thalamus, den *Globus pallidus* und wohl auch die *Substantia nigra*. Von den Zentralwindungen ist das obere Drittel mit dem hinteren ventrolateralen Kern, das mittlere mit dem Zentralkern, das untere mit dem vorderen ventrolateralen Kern verknüpft, während in der frontalen Abteilung die Felder 8, 8 b, 15 a vom dorsolateralen, Feld 15 vom medialen Thalamuskern aus versorgt werden. Zwischen den sensiblen Rückenmarksbahnen, den sensiblen Hirnnerven und der Zentralzone bildet der Sehhügel das wichtigste Internodium [1]).

[1]) Sensible-sensorische Schaltfunktion des Thalamus. Die Schaltfunktion des Thalamus gilt zum Teil auch für die Sinnesleitungen. Er sowie das Pulvinar zeigen auch Beziehungen zur Riech- und Schmeckleitung (Feld 4 b, 6), das primäre Pulvinar solche zur Sehsphäre, das sekundäre zur Hörsphäre. Diese zentrale Stellung des Thalamus als Internodium der sensiblen und sensorischen Leitungsbahnen hat speziell Monakow betont (Arch. f. Psychiat. **27** [1895] — vgl. bereits Luys). Derselbe leitete jedoch aus seinen Befunden von sekundärer Degeneration und Atrophie nach örtlichen Verletzungen an Tiergehirnen die An-

Nur nebenbei kommt speziell für das obere Drittel der Zentralwindungen und für den *Lobus paracentralis* der *Globus pallidus* des Linsenkernes in Betracht. Auch in die Verbindung des Kleinhirns mit dem Großhirn via Bindearm und Rotkern ist teilweise der Thalamus — neben dem *Globus pallidus* — eingeschaltet (vgl. unten). Die Zufuhrbahnen des Thalamus verteilen sich beiläufig in folgender Weise auf die einzelnen Kerne:

	I. Haupt-schleife	II. C. B. der sens. Hirn-nerven	III. Bindearm und Rotkern	IV. dors. und prädors. L. B.	V. V. S. Str. und *Form. ret.*
1. Medialer Sehhügelkern . . .	+	+	+	+	⊖
2. Ventrolateraler Sehhügelkern	+	+	+	⊖	+
3. Dorsolateraler Sehhügelkern	⊖	⊖	+	⊖	⊖

Es ist nicht ausgeschlossen, daß neben den im Sehhügel unterbrochenen Hauptleitungen noch direkte transthalamische Nebenleitungen nach der Rinde existieren. Für die Hauptschleife haben Flechsig und Hösel bezüglich des Menschen, Tschermak bezüglich der Katze diese Anschauung vertreten, welche von Mahaim und Monakow für den Menschen, von Probst (ebenso vorher von Mott), van Gehuchten, Lewandowsky für die Katze bestritten wurde. Bezüglich des Trigeminus könnte man eine analoge Vermutung ableiten; für den roten Kern hat Déjerine eine solche Angabe bezüglich des Menschen gemacht.

In der inneren Kapsel laufen die sensiblen Bahnen im mittleren Höhendrittel hinter und neben der Pyramidenbahn (Charcot), im oberen Drittel erfüllen sie die ganze hintere Abteilung, während sie das untere Drittel überhaupt freilassen (Flechsig, 1904, S. 220).

In der Zentralzone bleibt, wie schon erwähnt, die freie Konvexität der vorderen Zentralwindung frei von sensiblen Projektionsleitungen, welche sich hingegen in der freien Konvexität der hinteren Windung allein vorfinden, während die Wände der Zentralfurche und die frontale Abteilung gemischt sensible und motorische Stabkranzfasern führen.

---

schauung ab, daß die gesamte Rinde in felderweiser Beziehung zu den einzelnen von ihm unterschiedenen Sehhügelkernen stehe. Nach Flechsig (N. Zentralbl. 1898, Nr. 21 u. 1904, S. 211—211) gilt dies nur für den stabkranzhaltigen Teil der Rinde, speziell für die Sinnessphären — nicht aber für die stabkranzlosen Binnenfelder, welche allerdings bis zum Affen hinauf kaum isoliert dem Läsionsexperiment zugänglich sind. Nach Flechsig lassen sich bisher Beziehungen folgender Sehhügelkerne und Rindenfelder nachweisen:

1. Hinterer ventrolateraler Kern . . . . Feld 2.
2. Zentralkern (schalenförmiger Körper und Centre médian) „ 2b.
3. Vorderer ventrolateraler Kern . . . . „ 2c (5b).
4. Dorsolateraler Thalamuskern . . . . „ 8, 8b, 15a.
5. Medialer Thalamuskern . . . . „ 15, 4b.
6. Grenzzone zwischen schalenförmigem Körper, ventrolateralem Kern und *Corp. gen. int.* (und Pulvinar) . . . „ 4b, 6.
7. Vorderer Thalamuskern . . . . „ 4b?.
8. Primäres Pulvinar und *Corp. gen. ext.* . . . . „ 5.
9. Sekundäres Pulvinar und *Corp. gen. int.* . . . . „ 7 (7b?).
   (Vgl. damit *Globus pallidus* . . . . „ 1, 3?, 2 [einschl. *Sub. nigra*], 11, 11b).

Die Sehhügelstiele stehen zu folgenden Rindenfeldern in Beziehung:

1. Vorderer Sehhügelstiel . . . . Feld 4b, 8, 8b, 15a, 15.
2. Unterer innerer Sehhügelstiel . . . . „ 4b.
3. Hinterer oberer Sehhügelstiel . . . . „ 4b, 6.

I. Hauptschleife. — Zentrale Hinterstrangleitung.

Die Hauptschleife enthält als wichtigsten Bestandteil das oberhalb der Pyramidendekussation kreuzende Zentralsystem der Hinterstranggroßhirnbahn. Der Gollsche wie der Burdachsche Ursprungskern entsendet überdies ein ungekreuztes, dorsales und ein kreuzendes, ventrales System durch den Strickkörper nach dem Kleinhirn (vgl. unten). Das obengenannte System geht in seinem Verlaufe zahlreiche, seitliche Beziehungen ein, speziell zur unteren Olive (Held, Kölliker, Flechsig, Tschermak; Lewandowsky contra), zur *Formatio reticularis* (Flechsig, Bechterew, Held, Tschermak), zum hinteren Paar der Vierhügel (Held, Bruce, Tschermak, Probst, Lewandowsky *[Nucleus parageniculatus,* S. 94]) und zur *Substantia nigra.* Als Endstätte kommen ganz wesentlich der mediale und der ventrolaterale Sehhügelkern in Betracht (Monakow, Déjerine, Bechterew, Mingazzini, Ceni, Schlesinger, Singer und Münzer, Ferrier und Turner, C. Mayer, Mott, Tschermak, Probst, Lewandowsky), teilweise auch jene der anderen Seite via *Commissura posterior* (Tschermak, Probst; Lewandowsky contra). Anscheinend zieht eine bescheidene Faserzahl direkt zur Rinde (Flechsig, Hösel, Tschermak pro; speziell Probst, van Gehuchten, Lewandowsky contra). Aus der Hinterstranggroßhirnbahn gelangen ferner Fasern zum Luysschen Körper und zum Linsenkern derselben Seite sowie der Gegenseite (via Meynertsche Commissur — Flechsig, Darkschewitsch u. Pribytkow). In ihrer Fortsetzung mündet die Hinterstranggroßhirnbahn ausschließlich in die hintere Zentralwindung und in den Fissurenabhang der vorderen ein, nicht auch in den Scheitellappen, speziell den *Gyrus parietalis inferior* (Flechsig, auch 1904, S. 189; Hösel gegenüber Monakow).

Siehe die Literatur bis 1898 bei A. Tschermak, Arch. f. Anat. 1898, S. 291, speziell S. 296 bis 334. Ferner: van Gehuchten, Névraxe **4**, 39, 1902. — R. Hatschek, Obersteiners Arb. **11** (1904). — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 91 bis 97. — Oddi u. Rossi, Lo sperim. 1891, p. 49; Pubbl. del Ist. Firenze 1891. — Probst, Arch. f. Psychiat. **33**. — Schütz, Neurol. Zentralbl. 1902, S. 885.

II. Cerebrale Vorderseitenstrangbahn, cerebraler Gowers-Trakt.

Von den Fasern, welche aus dem Vorderseitenstrang durch den ventrolateralen Vorderseitenstrangrest in das verlängerte Mark aufsteigen, schwenkt ein System direkt im Anschluß an die Kleinhirnseitenstrangbahn in den Strickkörper und ins Kleinhirn ab, ein anderes erhält nach Unterbrechung im Seitenstrangkern eine Fortsetzung ebendorthin, auch ein drittes, der cerebellare Gowers-Trakt, gelangt durch den Bindearm ins Kleinhirn (s. unten). Ein weiteres System endigt im vorderen Paare der Vierhügel (Mott, Stewart, Thiele-Horsley, Söldner, Quensel, van Gehuchten, R. Hunt; Lewandowsky contra), nur das letzte steigt bis zum ventrolateralen Thalamuskern empor (Mott, Quensel, Thiele-Horsley, Kohnstamm; Lewandowsky contra), von wo aus wohl die Fortsetzung nach den Zentralwindungen erfolgt (bzw. des roten Kernes s. IV.). — Andererseits sind spinale Fasern durch das hintere Längsbündel nach der *Formatio reticularis* aufwärts, sowie nach den motorischen Hirnnervenkernen (Kölliker) bis in die Höhe der hinteren Kommissur zu verfolgen (Hoche).

van Gehuchten, Névraxe **3**, 171, 1901. — Hoche, Neur. Zentralbl. 1897, S. 242. — R. Hunt, Publ. Cornell Univ. New York. **1**, 19, 1904. — Kohnstamm, Neurol. Zentralbl. 1900, S. 242. — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 98. — Mott, Philos. Trans. B. 1891, Brain 1892 und 1895; Monatsschr. f. Psychiat. **1**, 104. — Quensel, Neurol. Zentralbl. 1898, S. 482. — Söldner, ebenda 1897, S. 310. — Stewart, Brain **25**, 222, 1901. — Thiele-Horsley, ebenda **25**, 519, 1901. — Tooth, Brain **15**, 397, 1892. — Tschermak, Arch. f. Anat. 1898 (weitere Literatur), S. 380 bis 386, 386 bis 387.

III. *Formatio reticularis*-Sehhügel-Rindenbahn.

Die Existenz aufsteigender Bahnen aus der *Formatio reticularis* nach dem ventrolateralen Thalamuskern und weiterhin nach der Zentralregion, und zwar als Fortsetzung der in jenes ausgedehnte Zellager eingestrahlten Fasern aus dem Vorderseitenstrang, sowie aus den Hinterstrangkernen wurde von Forel (Haubenfascikel, Arch. f. Psychiat. **7**, 416, 1877), Bechterew, Keller, Lewandowsky (S. 97) nachgewiesen.

IV. Kleinhirn-Bindearm-Großhirnbahn.

Zu den Zentralwindungen, speziell zu den oberen zwei Dritteln, tritt auch das Kleinhirn durch Vermittelung des Bindearms, welcher auch eine geringe Anzahl von cerebellopetalen Fasern führt (Monakow, Orestano; Lewandowsky contra), und des roten Kernes in Beziehung (Flechsig, Déjerine). Der Zusammenhang des letzteren mit der Hirnrinde ist, wenigstens im wesentlichen, ein indirekter und wird durch den Thalamus, in welchen zahlreiche direkte Bindearmfasern eindringen (Monakow, Bischoff, Thomas, C. Mayer, Probst), sowie durch die Linsenkernschlinge und den Linsenkern vermittelt (Orestano). Der rote Kern empfängt ferner im Verein mit dem medialen Thalamuskern und der *Subst. nigra* ein aufsteigendes System aus dem Hirnstamme bzw. dem Vorderseitenstrangrest, welches teilweise durch die Forel-Gansersche Kommissur kreuzt (Probst, Keller; in Fig. 20 durch Abzweigung aus II dargestellt).

Déjerine, Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 226. — Keller, Arch. f. Anat. 1901, S. 177, spez. S. 212. — Mahaim, Mém. Acad. Belg. **13**, 6, 1894. — Marie u. Guillain, Compt. rend. soc. biol. 1903, p. 37. — Mingazzini, Neur. Zentralbl. 1895, S. 658. — Mirto, Arch. per les sciences méd. **20**, 19, 1896. — Orestano, Riv. di patol. nerv. 1901, p. 49. — Probst, Arch. f. Psychiat. **33**, 1, 1900.

V. Linsenkern-*Substantia nigra*-Bahn.

Aufsteigende Systeme aus dem *Globus pallidus*, vermutlich auch aus der *Substantia nigra* (via Fußschleife), nach dem oberen Drittel der Zentralwindungen wurden myelogenetisch von Flechsig und Bechterew am Menschen, von Döllken am Hunde festgestellt, bei welchem zudem ein Corticalsystem aus dem *Corpus Luys* aufsteigt (Döllken, Gee und Tooth). Die obengenannten Bahnen wurden am Menschen auch auf Grund von Sekundärdegeneration durch Déjerine nachgewiesen. Andererseits sind durch Lasurski (Seitenstrang-Linsenkernbündel), Wallenberg (*Tractus isthmo-* oder *bulbostriatus* an der Taube) und durch Tschermak (Katze — im prädorsalen Längsbündel — kreuzend durch die Forel-Gansersche Kommissur) Systeme bekannt geworden, welche zum Linsenkern aufsteigen. (Vgl. auch Münzer und Wiener, Probst; nach Lewandowsky gelangen jene Fasern der Ganserschen Kommissur zur *Zona reticulata thalami*).

Döllken, Neur. Zentralbl. 1899, Nr. 2. — Lasurski, ebenda 1897, S. 526. — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 119. — Münzer u. Wiener, Monatsschr. f. Psychiat. **3** (1898). — Probst, D. Zeitschr. f. Nervenheilkunde **17**, 154, 1900; J. B. f. Psychiat. 1904. — Tschermak, Arch. f. Anat. 1898, S. 387; Neur. Zentralbl. 1899, S. 18 (Fig. 10). — Wallenberg, ebenda 1898, S. 300; 1903, S. 98.

VI. Quadrigemino-corticales System.

Dasselbe wurde von Flechsig beschrieben (1904, S. 89).

VII. Nucleo-thalamo-corticale Systeme.
(Zentralbahn der sensiblen Hirnnerven.)

Die sekundären Systeme aus den bulbären sensiblen Hirnnervenkernen, speziell aus den Endkernen des V, IX, X (aufsteigende Leitung vom Vestibularis bisher nur bis zu den Oculomotoriuskernen bekannt!) sind zunächst teils ungekreuzt in das dorso-

laterale Feld der *Formatio reticularis* (Held, R. y Cajal), teils nach Kreuzung in der Brücke in die Hauptschleife (Edinger, Hösel, Kölliker, Bechterew, Held, R. y Cajal, Lewandowsky für V, IX, X; im Hirnschenkel als sogenannte sensible Fußschleife oder accessorische Schleife bezeichnet und hinter der motorischen Fußschleife und der Pyramidenbahn gelagert — nach Edinger, Schlesinger, Wallenberg, Probst, Oordt), teils in das hintere Längsbündel (Held, R. y Cajal) und schließlich in den Thalamus verfolgt worden. Die Endigung des sekundären Trigeminussystems ist teilweise im *Centre médian* und im schalenförmigen Körper, also im Zentralkern, teils im ventrolateralen Kernlager festgestellt worden (Wallenberg). Eine Minderzahl von Fasern könnte direkt durch den Thalamus hindurch in das untere Drittel der Zentralwindungen, speziell in das der hinteren eindringen (Bechterew); die Hauptleitung gelangt jedenfalls erst nach Unterbrechung im Sehhügel ebendorthin. Ob das untere Drittel der Zentralwindungen auch das Rindenfeld der zentralen Vestibularisbahn darstellt, ist noch unentschieden.

Biedl, Wien. klin. Wochenschr. 1895, Nr. 33. — Edinger, Anat. Anz. 1887, S. 145. — van Gehuchten, Névraxe 4, 1, 1902. — Hatschek, Arb. a. d. Inst. Obersteiner 9, 279, 1902. — Held, Arch. f. Anat. 1893, S. 441. — Hösel, Arch. f. Psychiat. 25, 1, 1893. — Kölliker, Handbuch der Gewebelehre 2, 283, 337, 1896. — Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 91 bis 93. — Probst, Arch. f. Anat. 1902, Suppl. S. 236. — R. y Cajal, Medulla 1896, Fig. 3 u. 13. — Spitzer, Obersteiners Arb. 6 (1899). — Wallenberg, Anat. Anz. 1896, S. 95, 474 u. 1900, S. 81.

2. Projektions- oder Stabkranzbahnen der Riech- und Schmecksphäre.

Die einzelnen Abteilungen der Riech- und Schmecksphäre, zu welcher vielleicht auch das Feld 10, kaum aber Feld 11 und 11b gehört, zeigen mannigfache corticopetale, wie auch corticofugale Leitungen. Aus dem Detail, über das die beigesetzte Tabelle berichtet, sei die Beziehung der Riech- und Schmecksphäre zum *Globus pallidus* (*Lamina perforata anterior* [1], deren Cortexnatur fraglich ist [Flechsig, Redlich], und *Septum pellucidum* [3]) und zum Thalamus, speziell zur Grenzzone zwischen Ventrolateralkern und innerem Kniehöcker wie zum Pulvinar (*Gyrus hippocampi* bzw. Ammonshorn [4b] und hinterer Teil des *Gyrus fornicatus* [6]) hervorgehoben. — Im *Fornix inferior* wurde ein Projektionssystem aus dem Uncus und *Gyrus hippocampi* nach dem *Corpus mammillare* aufgefunden (Edinger, Flechsig, Probst), ebenso ein Projektionssystem aus dem *Gyrus hippocampi* nach der vorderen Kommissur (Flechsig und Popoff, R. y Cajal, Probst), während der *Gyrus hippocampi* ein aufsteigendes Projektionssystem aus dem sekundären Cingulum bzw. dem Thalamus erhält (Flechsig). — Bei den anosmatischen Wassertieren, z. B. beim Delphin, erweist sich der Riechapparat, speziell der *Fornix inferior* und die *Taenia thalami* als sehr dürftig entwickelt, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Osmatikern par excellence, z. B. beim Gürteltier (Zuckerkandl, R. Hatschek).

Beevor, Proc. Roy. Soc. 48, 271, 1890; On the course of the cingulum and the posterior parts of the *corpus callosum* and fornix in the Marmoset monkey. London 1891. — R. y Cajal, Die Riechrinde. Leipzig 1903. — Edinger, Arch. f. Psychiat. 25, 584, 1893; Nervöse Zentralorgane, 7. Aufl., Leipzig 1904. — Déjerine. Compt. rend. soc. biol. 1897, p. 587. — Flechsig, Neur. Zentralbl. 1887, Nr. 7 (Cingulum); Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1894, S. 164 (System β des Uncus). — Flechsig und Popoff, Neur. Zentralbl. 1886, Nr. 22 (vord. Kommissur). — Hatschek, Zentralbl. f. Physiol. 1901, S. 782; Arb. a. d. Inst. Obersteiner 10 (1903). — Hösel, Arch. f. Psychiat. 39 (1), 1904. — Honegger, Rec. zool. suisse 5, 201, 1892. — Kölliker, Verh. d. anat. Ges. 1894. — Lewandowsky (Systeme des *Corp. mammillare*), Leitungsbahnen 1904, S. 121. — Loewenthal, Über das Riechhirn der Säugetiere. Braunschweig 1897. — Meynert (vordere Kommissur), Neue Stud. üb. d. Assoziationsbündel des Hirnmantels. Wien 1892. — Probst, Arch. f. Anat. 1901, S. 338 u. 1903, S. 138. — Redlich (Cingulum), Arb. a. d. Inst. Obersteiner 10, (1903). —

II. Übersicht der Leitungsbahnen der Riech- und Schmecksphäre.

	A. Stabkranzleitungen				B. Ungekreuzte Assoziations- oder Binnenleitungen (nach Flechsig)	
	I. Zentrifugale, distalaxone oder motorische Leitungen		II. Zentripetale, zentralaxone oder sensible-sensorische Leitungen			
	a) corticofugale PS	b) tiefere Fortleitungen	a) corticopetale PS	b) tiefere Zuleitungen	a) corticofugale Assoziations- oder Binnensysteme	b) corticopetale AS oder Binnensysteme
1. *Lamina perf. ant.* u. *Trigonum olf.* (Feld 1).	1. PS zum *Ganglion habenulae* via *Taenia thal. opt.* (aus *Lam. p. a.*). 2. PS zum *Globus pallidus* (aus *Trig. olf.* — Flechsig). 3. PS zur Brücke (? — Probst).		1. PS aus dem *Bulbus olf.* via *Tractus olf.* 2. PS aus *Glob. pall.* (Flechsig).	Sinnesnervenzellen der Riechschleimhaut.	AS zwischen Feld 1 und 3. 1. AS zum Alveus und *Subiculum corn. Ammonis* (4 b) via primäres Cingulum. 2. AS zum Feld 6 via prim. Cingulum (?).	
2. *Septum pellucidum* (Feld 3).			PS aus *Lam. perf. ant.* (od. *Glob. pallidus?* — Flechsig).		AS zwischen Feld 3 und 1.	AS vom Alveus und *Subiculum corn. A.* via *Fornix longus.*
(Hippocampische Zone 4 a, 4 b, 6). 3. Uncus (Feld 4 a).	PS z. *Corp. mamillare* via *Fornix inf.* (Edinger; Probst f. Feld 1).	PS zur Muskulatur der peripheren Riech- und Schmeckorgane (?)	PS aus dem *Bulbus olf.* via *Tract. olf.* (nur zum *Stratum zonale unci* — Flechsig).		1. AS aus der Gegend zwischen 4 a und 4 b zum Subiculum und Alveus des Ammonshorns (System β des Uncus, Flechsig, 1894). 2. AS zum Feld 6 (?). 3. AS z. Feld 10. 4. AS z. Feld 36 (*Fasciculus uncinatus*).	

4. *Gyr. hippocampi* bzw. Ammonshorn (Feld 4b).	1. PS zum *Corp. mammillare* via *Fornix inf.* (Edinger). 2. PS via hint. ober. Sehhügelstiel. 3. PS via vordere Kommissur (Flechsig u. Popoff, 1886; Ramon y Cajal).	ebenso (?)	1. PS aus *Lam. perf. ant.* bzw. *Thalamus* via *Fornix inf.*, Fimbria z. Alveus c. A. (Flechsig). 2. PS aus dem hintersten Teil der inn. K. bzw. Grenzgebiet zwischen Pulvinar und ventrolat. Thalamuskern (Flechsig). 3. PS aus dem hint. oberen Thalamusstabkranz (Flechsig). 4. PS aus dem *Thal.* via vorder. Sehhügelstiel und sekundäres Cingulum (Flechsig, 1897). 5. PS aus dem med. und vord. (?) Thalamuskern via unt. inneren Sehhügelstiel zum vord. Teil des Subiculum (Flechsig).	Sinnesszellen der Mundschleimhaut (?)	AS zum *Sept. pell.* (3) via *Fornix longus*.	1. AS vom Uncus (System β). 2. AS von der *Lam. perf. ant.* via primäres Cingulum. 3. AS via *Fornix longus* (?).
5. Hinteres Drittel des *Gyr. fornicatus* (Fortsetzg. des *Subiculum corn. Ammonis*, Feld 6).	PS zum hinteren ober. Sehhügelstiel.		1. PS aus dem hintersten Teil der inn. Kapsel bzw. aus dem Grenzgebiet zwischen Pulvinar und ventrolat. Thalamuskern. 2. PS aus dem Pulvinar.	ebenso (?)		1. AS aus d. *Lam. perf. ant.* via primäres Cingulum (?). 2. AS aus d. Uncus via *Fornix longus* (?). 3. AS vom Uncus (System β).
6. Pol des Schläfenlappens (Feld 10, vielleicht zur Riechsphäre gehörig).			PS aus der „Sehstrahlung".			AS aus d. Uncus.

Anhang:

Frontale Querwindung (Feld 11 u. 11b, wohl nicht zur Riechsphäre gehörig).	PS nach der innersten Abteilung der Arnoldschen Bündel zum Brückengrau (? Déjerine).		1. PS aus der *Lam. perf. ant.* (?) 2. PS aus dem Linsenkern (?). 3. PS aus dem dorsalsten vord. Abschnitt der inneren Kapsel.		AS zwischen Feld 11 und 2c.	

Schipow (Fornix), Monatsschr. f. Psychiat. **14**, 309, 1903. — Wallenberg (basal. Riechbündel), Anat. Anz. **20**, Nr. 7, 1901. — Zuckerkandl, Über das Riechzentrum. Stuttgart 1887; Anat. Anz. 1888, S. 425; Arb. a. d. Inst. Obersteiner **9**, 300, 1902 und **11** (1904).

3. Projektions- oder Stabkranzleitungen der Sehsphäre.

Die Sehsphäre, d. h. die Lippen der *Fissura Calcarina* bzw. der Ausbreitungsbezirk des Vicq d'Azyrschen Streifens erscheint durch die Sehstrahlung Gratiolets, welche an der lateralen Seite des Hinterhorns unter dem *Gyrus parietalis inferior* und dem *Gyrus angularis* vorbeizieht, mit dem äußeren Kniehöcker, dem Pulvinar und dem vorderen Paare der Vierhügel verbunden. Die Sehstrahlung besteht, von innen nach außen gezählt, aus drei besonderen Faserzügen: der Balkenschicht, der feinfaserigen, sekundären oder motorischen Sehstrahlung und der dickfaserigen, primären oder sensorischen Sehstrahlung, deren basaler Teil als sog. *Fasciculus longitudinalis inferior* Burdachs (der dorsale Teil = „*fasciculus transversus cunei*", Sachs) von Wernicke und Monakow irrtümlich als ein langes Assoziationssystem zwischen Sehsphäre und Hörsphäre angesehen wurde (Flechsig, Niessl-Mayendorff).

Die aufsteigende Sehstrahlung entspringt nach Flechsig aus dem *Corpus gen. lat.* und dem hinteren lateralen Teile des Pulvinar, dem „primären Pulvinar"[1]): die absteigende gelangt zum vorderen medialen Teile des Pulvinar, dem „sekundären Pulvinar" (Flechsig), und zum vorderen Paare der Vierhügel, aus welchem ein kreuzendes Fasersystem zu den Augenmuskelkernen und — mit Collateralen zum Facialiskern (Probst, Lewandowsky) — bis ins Halsmark (letztere Fasern entspringen nach Kohnstamm aus einem besonderen *Nucleus intratrigeminalis* — Lewandowsky contra), die optisch-akustische Reflexbahn Helds, sowie ein ungekreuztes System zur Brücke (Münzer, Wiener, Pavlow) absteigt[2]). Das cortico-quadrigeminale System wurde von Beevor und Horsley auf Grund absteigender Degeneration beim *Macacus* festgestellt: ebenso von Ferrier und Turner, denen zufolge ein Teil nach der Gegenseite kreuzen soll (Berl contra — Endigung in derselben Schicht wie die retinale Vierhügelbahn), sowie von Probst und Berl, desgleichen von Flechsig sowie von Förster am Menschen. Bernheimer (1904) verfolgte nach tiefreichender Exstirpation des *Gyr. angularis* die absteigende Degeneration bis in die Oculomotoriuskerne beider Seiten. Für eine direkte occipitale oculomotorische Bahn (via Hirnschenkelfuß) ist bereits Hösel eingetreten (vgl. Fig. 24).

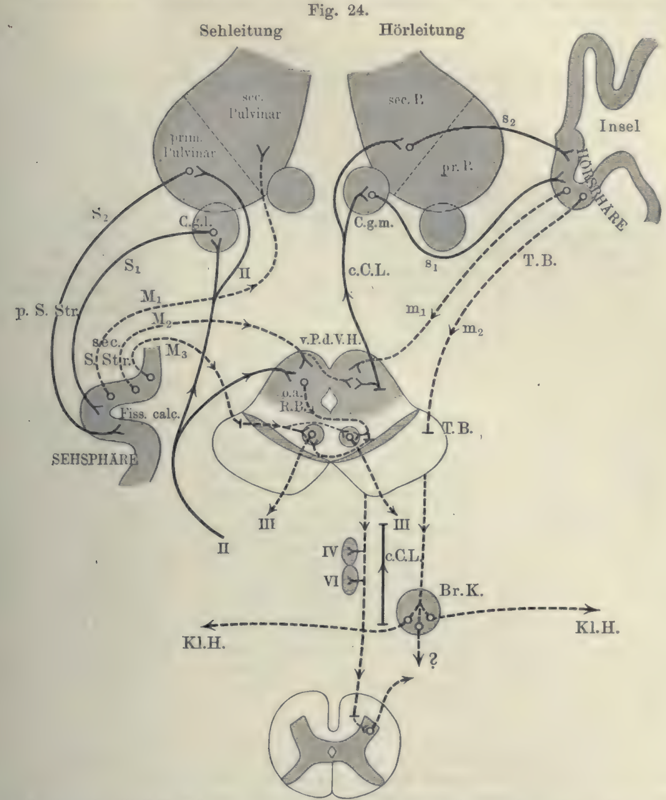
Baas, Seh- und Pupillenbahnen (Tafel), Breslau 1898. — Bechterew, Neurol. Zentralbl. 1897, S. 1074. — V. Berl, Arb. a. d. Inst. Obersteiner **8**, 308, 1901. — Bernheimer, Wien. klin. Wochenschr. 1900, Nr. 42; Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. 1900; Sitzungsber. d. Wien. Akad. **108** (3); Arch. f. Ophthalmol. **57**, 363,

---

[1]) Bezüglich des Ursprungs und Verlaufs der *Nervi* bzw. *Tractus optici*, welche im äußeren Kniehöcker und im primären Pulvinar, aber auch im tiefen Grau des vorderen Paares der Vierhügel endigen (Gudden, 1885), sei auf das Kapitel über Physiologie des Auges verwiesen. — [2]) Bechterew, Neurol. Zentralbl. 1897, S. 1074; Gehirn u. Rückenmark in Lawdowsky und Owsjannikow, Grundr. d. mikr. Anatomie (Russ.) 1888. Boyce, Neurol. Zentralbl. 1894, S. 466; Philos. Trans. 1895; (mit Warrington) Proc. Roy. Soc. **64** (1898). Collier und Buzzard, Brain **24**, 180, 1901. Ferrier und Turner, Philos. Trans. 1894. Harris, Brain 1904, p. 105, 107. Held, Neurol. Zentralbl. 1890, Nr. 16, S. 481; Arch. f. Anat. 1891, S. 271; 1893, S. 201; Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. **18**, Nr. 3. Kohnstamm, Monatsschr. f. Psychiat. 1900, S. 278; Neurol. Zentralbl. 1903, S. 514. Lewandowsky, Leitungsbahnen 1904, S. 111 bis 113, 117, 119. Münzer, Prager Med. Wochenschr. 1895. Münzer und Wiener, Monatsschr. f. Psychiat. **3**, 379, 1898 u. **12**, 241, 1902. Pavlow, Névraxe **1**, 131, 1900. Probst, D. Zeitschr. f. Nervenheilkde. **15** (1899); Arch. f. Anat. 1902, Suppl., S. 147; J. B. f. Psychiat. **23**, 377, 1903. Redlich, Monatsschr. f. Psychiat. **5**, 197, 1899. Thomas, Journ. de physiol. 1899, p. 1. Tschermak, Arch. f. Anat. 1898, S. 364 bis 365.

Schema der Stabkranzbahnen der Sehsphäre und der Hörsphäre.

Fig. 24.



Sensorisch (primäre Sehstrahlung):

S_1 Kniehöcker - Rindenbahn.
S_2 Pulvinar - Rindenbahn.

Motorisch (sekundäre Sehstrahlung):

M_1 Rinden - Pulvinarbahn.
M_2 Rinden - Vierhügelbahn (quadrigeminale oculomotorische Bahn des occipitalen Blickzentrums).
M_3 Rinden - Augenmuskelkernbahn (direkte oculomotorische Bahn des occipitalen Blickzentrums).

Sensorisch (primäre Hörstrahlung):

s_1 Kniehöcker - Rindenbahn.
s_2 Pulvinar - Rindenbahn.

Motorisch (sekundäre Hörstrahlung):

m_1 Rinden - Vierhügelbahn (quadrigeminale oculomotorische Bahn des temporalen Blickzentrums — dazu noch eine direkte oculomotorische Bahn zu den Augenmuskelkernen?).
m_2 (T. B.) temporale Großhirnrinden - Brückenbahn oder Türk sche Bündel.

Bemerkungen: Nach dem vorderen Paare der Vierhügel denke man sich ferner die Rinden-Vierhügelbahn oder quadrigeminale oculomotorische Bahn des präzentralen Blickzentrums absteigen, ebenso die Endzweige der quadrigeminalen Abteilung des Gowers-Trakt einstrahlen. Nach den Augenmuskelkernen steigt noch eine direkte Bahn aus dem präzentralen Blickzentrum herab. Auch die Verbindungen der Vierhügel und der Kniehöcker sind nicht eingezeichnet, ebenso das absteigende System aus dem vorderen Paare der Vierhügel zur Brücke.

Abkürzungen:

C. g. l.	*Corpus geniculat. lat.*	o. a. R. B.	Optisch-akustische Reflexbahn Helds.
C. g. m.	*Corpus geniculat. med.*	c. C. L.	Zentrale Cochlearisleitung.
Fiss. calc.	*Fissura calcarina.*	Br. K.	Brückenkerne.
v. P. d. V. H.	Vorderes Paar der Vierhügel.	Kl. H.	Kleinhirn.

III. u. IV. Übersicht der Leitungsbahne[n]

Hirnregion	A. Stabkran[z]	
	I. corticofugale, distalaxone oder motorische Leitungen	
	a) corticofugale PS	b) tiefere Fortleitungen
	III. Se[h]	
Lippen der *Fiss. calcarina*, *Gyrus descendens* u. Polteil der 3. Occipitalwindung — Feld 5.	Absteigende, sekundäre oder mediale Sehstrahlung (besonderes, frühes System im mittleren Drittel). 1. PS zum vorderen Paar der Vierhügel (occipitale oculomot. Bahn — Horsley u. Beevor, Flechsig). 2. PS zum sekundären Pulvinar (vorn medial — Flechsig).	ad 1. Kreuzendes System aus dem vorderen Paar der Vierhügel via Fontänenkreuzung ins hint. Längsbündel zu den Augenmuskelkernen und in das Halsmark; ungekreuztes System zur Brücke.
	IV. Hör	
Temporale Querwindung und insularer Abhang der 1. Schläfenwindung, ev. auch oberer Teil der hinteren Inselwindung — Feld 7 + 7b(?).	Absteigende oder sekundäre Hörstrahlung zum Brückengrau (temporale Großhirnrindenbrückenbahn. — Flechsig, Déjerine) und zum vorderen Paar der Vierhügel (?) — temporale oculomotor. Bahn. 1. Innere Abteilung der Türkschen Bündel durch den ob. Teil der inneren Kapsel. 2. Äußere Abteilung der Türkschen Bündel unter der *Fiss. Sylv.* hinweg neb. Sehstrahl. — Herkunft noch unsicher, eher aus 7 als aus dem mittleren Drittel der 1. Schläfenwindung (Feld 14).	1. Pontino-cerebellares S. 2. Pontino-spinales S. (?)

1903/4; Handb. von Saemisch, 2. Aufl., **1**, Kap. VI, § 71 u. 77. — Déjerine, Anat. des centres nerveux, 2 Bde., Paris 1899. — Derselbe, Mém. soc. biol. 1893, p. 193. — R. y Cajal, Die Sehrinde. Leipzig 1899. — Christiansen, Nordiskt med. Ark. 1902, p. 1. — Ferrier und Turner, Journ. of anat. and physiol. **189**, 627, 1897. — Frankl-Hochwart (Blindmaus), Arb. a. d. Inst. Obersteiner **8** (1901). — Gallemaerts, Bull. Acad. Méd. Belg. **17**, 369, 1904. — Gentes und Aubarel, Compt rend. soc. biol. 1902, p. 1283. — Hanke (Anophthalmus), Arb. a. d. Inst. Obersteiner **10** (1903). — Hösel, Arch. f. Psychiat. **36**, 479, 1902 u. **39** (1), 1904. — Knies, Zeitschr. f. Biol. 1897, S. 125. — Kohnstamm, Monatsschr. f. Psychiat. 1900, 261; Neurol. Zentralbl. 1903, S. 514. — Leonowa, Arch. f. Psychiat. **28**, 53, 1896. — Manouélian *(Lobus opt.)*, Compt. rend. soc. biol. 1899, p. 863. — Marburg (bas. Opticuswurzel), Arb. a. d. Inst. Obersteiner **10** (1903). — Moeli, Arch. f. Psychiat. **22**, 73, 234, 1890. — Monakow, Arch. f. Psychiat. **16**, 151, 317, 1885; **20**, 714, 1889; **22**; **24**, 87; Ergeb. d. Physiol. **1** (2), 647, 659, 1902; Gehirnpathologie, 2. Aufl., 1904. — Monakow und Forel, Arch. f. Psychiat. **18**, 162, 1888. — Niessl von Mayendorff (*Fasc. longit. inf.*), Arch. f. Psychiat. **37** (2), 1903 u. 1905. — A. Noceti, Las vias opticas. Buenos Aires 1903. (Umfassende Literatur!) — Obersteiner, Arb. a. d. Inst. Obersteiner **8**, 1, 1901. — Probst, Arch. f. Psychiat. **30**; **35**, 22, 1901. — Derselbe, Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk.

ler Sehsphäre und der Hörsphäre.

eitungen		B. Ungekreuzte Assoziations- oder Binnenleitungen	
II. corticopetale, zentralaxone oder sensible-sensorische Leitungen			
a) corticopetale PS	b) tiefere Zuleitungen	a) corticofugale AS oder Binnensysteme	b) corticopetale AS oder Binnensysteme
sphäre.			
Aufsteigende, primäre oder laterale Sehstrahlung (sog. *Fasciculus longitudinalis* Burdachs). 1. PS aus dem äußeren Kniehöcker. 2. PS aus dem primären Pulvinar (hinten lateral — Flechsig).	1. Tractus u. *Nervus opticus*. 2. PS aus dem vorderen Paare der Vierhügel.	AS zu Feld 36. (NB. Die kreuzenden AS oder die Balkenschicht sind zu innerst in der Gratioletschen Sehstrahlung gelegen).	
sphäre.			
Aufsteigende oder primäre Hörstrahlung. 1. PS aus dem inneren Kniehöcker. I. Abt. via oberen Teil der inneren Kapsel. II. Abt. unter der *Fiss. Sylv.* hinweg neben Sehstrahlung. 2. PS aus dem sekundären Pulvinar (aufsteigender Teil des Türkschen Bündels? — Flechsig).	1. Hörleitung a. dem ventr. Acusticuskern u. *Tuberc. acust.*, Trapezkörp. inkl. *Oliva sup.* und *Striae acusticae*, lat. Schleifenkern. 2. PS aus dem hinteren und vorderen (?) Paar der Vierhügel. 3. Direktes PS aus der sekundären Hörleitung z. sekundären Pulvinar (Tschermak).		

15, 192, 1899. — Sellier und Verger, Compt. rend. soc. biol. 1903, p. 485. — Schmidt-Rimpler, Arch. f. Augenheilk. 14, 296, 1888. — Shaw-Bolton, Proc. Roy. Soc. 67, 216, 1900. — Thomas, Journ. of Physiol. 1899, p. 47. — Vialet, Les centres cérébraux de la vision et l'appareil visuel intracérébral. Paris 1893. — Wilbrand und Saenger, Anatomie u. Physiol. der optischen Bahnen und Centren 3, (1) der Neurologie des Auges. Wiesbaden 1904. — Zuckerkandl (Vergleichende Anatomie des Hinterhauptlappens), Arb. a. d. Inst. Obersteiner 10 (1903).

4. Projektions- oder Stabkranzleitungen der Hörsphäre.

Die Verknüpfung der temporalen Hirnregion — nach Flechsig der insularen Hörsphäre — mit dem inneren Kniehöcker wurde zuerst auf Grund sekundärer Degeneration von Monakow erkannt, von Ferrier u. Turner bestätigt. Auf Grund der Markscheidenentwickelung erwiesen dann Flechsig u. Bechterew die Einschaltung des inneren Kniehöckers in die Cochlearisleitung[1]). Von den Endkernen des *Nervus cochlearis* verläuft die Hörleitung einerseits aus dem ventralen

[1]) Bezüglich des peripheren Abschnittes derselben sei auf das Kapitel über die Physiologie des Ohres verwiesen.

Acusticuskern direkt sowie nach Umweg um das *Corp. restiforme* durch den Trapezkörper, andererseits aus dem *Tuberculum acusticum* durch die *Striae acusticae*. Sie enthält den Kernkomplex der oberen Olive und den lateralen Schleifenkern[1]) als Schaltstationen; die Leitung läßt sich durch die laterale Schleife bis in das hintere und vordere Paar der Vierhügel sowie in den inneren Kniehöcker und das sekundäre Pulvinar (Tschermak[2]) verfolgen. Von diesen Endstätten aus führen die akustischen Zentralsysteme zur Hörsphäre, und zwar das System aus dem inneren Kniehöcker in zwei Abteilungen, teils durch den oberen Teil der inneren Kapsel, teils unter der *Fissura Sylvii* hinweg neben der Sehstrahlung. (Flechsig, 1904, S. 200). Die sensorische oder primäre Hörstrahlung ist linkerseits erheblich stärker entwickelt als rechterseits, ein Hinweis auf die ganz überwiegende Beteiligung der linken Hemisphäre an der Sprachfunktion. (Flechsig, S. 86).

Andererseits steigen aus der insulo-temporalen Region die Türkschen Bündel, bzw. ihr motorischer Hauptanteil, hinab nach dem Brückengrau als temporale oder laterale Großhirnrinden-Brückenbahn (am Menschen Flechsig, Déjerine; am Affen nach Zerstörung der ersten Schläfenwindung absteigend degeneriert Ferrier u. Turner[3]); daneben läuft vermutlich eine temporale oculomotorische Bahn zum vorderen Paare der Vierhügel (Förster). Die innere Abteilung der Türkschen Bündel entspringt sicher aus dem oberen Teile der temporalen Querwindung (Feld 7, Flechsig). Vermutlich — jedoch noch nicht sicher — stammt auch die äußere Abteilung jener Bündel aus der Hörsphäre nach Flechsig (Feld 7, eventuell auch 7b; 1904, S. 197). Monakow verlegt den Ursprung in den *Gyrus occipitotemporalis*, Déjerine in den mittleren Abschnitt der zweiten und dritten Schläfenwindung. Im Hirnschenkelfuß liegen die Türkschen Bündel ganz lateral und nehmen mindestens ein Sechstel des Querschnitts ein (Flechsig, 1904, S. 201). (Vgl. Fig. 24.)

Baginsky, Virchows Arch. **105** (1886), **119** (1890). — R. y Cajal, Medulla, Kap. XI, S. 75 bis 101. — Derselbe, Deutsche med. Wochenschr., 17. April 1902. — Dantchakoff, Rech. exp. sur les voies acoustiques, Bruxelles 1902. — Déjerine, Mém. soc. biol. 1893, p. 193. — Held, Arch. f. Anat. 1891, S. 272; 1892, S. 257; 1893, S. 201. — Hösel, Arch. f. Psychiat. **36**, 479, 1902. — Larionow (absteig. Deg.), Pflügers Arch. **76**, 608, 1902. — Monakow, Korrespondenzbl. f. Schweiz. Ärzte 1887, Nr. 5; Arch. f. Psychiat. **22**; **27**, 428. — Onufrowicz, Arch. f. Psychiat. **16** (3), 1885. — Rawitz (Reduktion des Schläfenlappens bei taub geb. Hund), Schwalbes Morph. Arb. **6**, 546, 1896; (vgl. Alexander, Arch. f. Ohrenheilk. 1900, S. 159). — Roller, Neurol. Zentralbl. 1890, S. 192. — Sala, Arch. ital. de biol. 1891, p. 198. — Thompson (absteig. Deg.), Journ. of anat. **35**, 147, 1900. — Tschermak, Neurol. Zentralbl. 1899, Nr. 15, 16. — Zacher (Cort. Bez. d. *Corp. gen. int.*), Neurol. Zentralbl. 1890, S. 440.

5. Übersicht der Assoziationsbahnen.

Die Assoziations- oder Binnensysteme scheiden sich in unilaterale und bilaterale, welch letztere der Hauptsache nach den Balken zusammensetzen. Die auf derselben Seite verbleibenden Assoziationssysteme verlaufen entweder als kurze *Fibrae horizontales seu intracorticales* innerhalb der Rinde, oder

---

[1]) Lokale Erkrankung der lateralen Schleife unter dem hinteren Paare der Vierhügel und konsekutive Gehörstörung beschrieb Weinland (Arch. f. Psychiat. **26** [1894]). — [2]) Nach einseitiger Durchtrennung des *Corpus trapezoides*, medial von der *Oliva sup.*, erscheint dieser Faserzug beiderseits degeneriert, wenn auch vorwiegend auf der Seite der Verletzung; eine Täuschung durch mitverletzte Fasern der einen Hauptschleife ist dadurch ausgeschlossen. — [3]) Flechsig hatte dieselbe früher nicht bloß aus dem Temporallappen, sondern auch aus dem Occipitallappen hergeleitet (1883; vgl. 1904). Déjerine vertritt den rein temporalen Ursprung, Hösel die erstgenannte Anschauung (Arch. f. Psychiat. **36**, 479, 1902 — vgl. auch oben).

sie bilden extracortical kurze *Fibrae arcuatae* zwischen benachbarten, lange Systeme zwischen entfernten Windungen. Trotz des Reichtums der Stabkranzfelder wie der Binnenfelder an Assoziationssystemen erscheint doch eine einzelne Sinnessphäre nicht mit allen übrigen Rindenfeldern verknüpft, vielmehr nur mit bestimmten Randzonen und Zentralgebieten, nicht direkt mit anderen Sinnessphären (Flechsig) — anscheinend mit Ausnahme der Riechsphäre (4 a) und der Schmecksphäre (4 b, 6). Über den Verlauf der einzelnen Assoziationssysteme hat uns hauptsächlich die Myelogenese (Flechsig), weniger die Sekundärdegeneration unterrichtet, doch sind unsere Kenntnisse auch heute noch ziemlich lückenhaft. Die nachstehende Übersicht stützt sich wesentlich auf Flechsigs neueste Darstellung (1904).

Anton, Wien. klin. Wochenschr. 1896, 5. Novbr. — Bechterew, Neurol. Zentralbl. 1890, S. 682. — Beevor, Proc. Roy. Soc. **48**, 271, 1890; On the course of the cingulum and the posterior part of the *corpus callosum*. London 1891. — Blumenau (Balken), Arch. f. mikr. Anat. **37** (1890). — R. y Cajal (Balken), Hirnrinde, Heft 2, S. 98 bis 104, 1900. — Déjerine, Anat. des centres nerveux. Paris 1899. — Economo, Pflügers Arch. **91**, S. 629, 1902. — Ferrier u. Turner, Journ. of anat. and physiol. 1897, p. 627. — Flechsig, Neurol. Zentralbl. 1894, S. 606; Zentralbl. f. Physiol. 1896, S. 325; Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1904, S. 164. — Förster, Vers. mitteld. Psychiat. u. Neurol. Halle 1904. — Meynert, Neue Stud. über die Assoziationsbündel des Hirnmantels. Wien 1892. — Monakow, Gehirnpathologie, 2. Aufl., 1904; Ergeb. d. Physiol. **1** (2), 1902. — Muratoff, Arch. f. Physiol. 1893, S. 97. — Obersteiner u. Redlich, Arb. a. d. Inst. Obersteiner **8**, 286, 1901. — Probst, Arch. f. Psychiat. **35**, 22, 1901. — Redlich (Cingulum), Arb. a. d. Inst. Obersteiner **10**, 104, 1903. — Sachs, Der Hinterhauptslappen. Breslau 1894. — Zuckerkandl (Balken), Zentralbl. f. Physiol. 1902, S. 589.

1. Unilaterale Assoziations- oder Binnensysteme.

In der Zentralzone erscheinen die hintere Zentralwindung mit der vorderen, ferner die verschiedenen Segmente der Zentralwindungen untereinander, sowie die hintere Zentralwindung mit der Mehrzahl der Binnenfelder, speziell mit 34, 35, 36, und zwar in doppelsinniger Richtung ebenso mit den Stabkranzfeldern der zweiten Gruppe (speziell 2 mit 12) verknüpft. Im besonderen geht vom oberen Drittel der Zentralwindungen ein Assoziationssystem zu Feld 16 (obere Parietalwindung), vom *Lobus paracentralis* eins zum zweiten und dritten Viertel der ersten Stirnwindung (Feld 15), vom mittleren Drittel der Zentralwindungen ein Assoziationssystem zu Feld 18 (Fuß der zweiten Stirnwindung — motorisches Schreibzentrum), endlich vom unteren Drittel eins zu Feld 11 der frontalen Querwindung[1]). Am Hunde hat Muratoff durch sekundäre Degeneration kurze wie lange Assoziationssysteme aus der motorischen Region verfolgt, speziell solche, welche mit anderen Assoziationssystemen vereint den Balken umgreifen und als *Fasciculus subcallosus* teils zum Frontal-, teils zum Occipitalhirn gelangen. Auch hat er Assoziationsfasern im Cingulum festgestellt. (Vgl. Obersteiner u. Redlich.) Auch die einzelnen Segmente der frontalen Abteilung, speziell die Felder 8 und 15, erweisen sich als miteinander verbunden.

In der hippocampischen Zone sind die Abschnitte 1 und 3 untereinander verknüpft. Der Uncus (4 a) entsendet Assoziationssysteme zu Feld 4 b, 6, 10 — ferner den *Fasciculus uncinatus* zum Feld 36. Besonders reich an Assoziationssystemen sind der *Gyrus hippocampi* bzw. das Ammonshorn (4 b) und das hintere Drittel des *Gyrus fornicatus* (6). Die Verbindungen 4 b $\longrightarrow$ 3, 4 a $\longrightarrow$ 4 b (System β des

---

[1]) Beim *Macacus* verfolgte Mellus ungekreuzte und durch den Balken kreuzende Assoziationsfasern aus der Zentralregion nach der ersten Temporalwindung beider Seiten.

Uncus), 1 ⟶ 4 b, 1 ⟶ 6, 4 a ⟶ 6 verknüpfen anscheinend direkt Riech- und Schmecksphäre.

Das primäre Cingulum führt Assoziationssysteme aus der *Lamina perforata* nach Feld 4 b und 6, das sekundäre Cingulum hingegen ein Projektionssystem aus dem Thalamus nach 4 b. Der *Fornix longus* bringt Assoziationssysteme zu den Feldern 3, 4 b und 6, der *Fornix inferior* hingegen absteigende Projektionssysteme aus 4 a und 4 b zum *Corpus mammillare*, ebenso die vordere Kommissur ein Projektionssystem aus 4 b.

Aus der Sehsphäre geht ein langes Assoziationssystem zur zweiten und dritten Schläfenwindung (Flechsig — ähnlich Vialets *Fasciculus transversus lobi lingualis*[1]). Hingegen hat sich die Annahme von Wernicke und Monakow (vgl. auch Sachs, Déjerine u. Vialet), der zufolge eine direkte Verbindung zwischen der Sehsphäre und der Hörsphäre bestände, als irrig erwiesen: der sog. *Fasciculus longitudinalis inferior* Burdachs und der *Fasciculus transversus cunei* Sachs' wurden von Flechsig und Niessl-Mayendorff als Anteile der primären Sehstrahlung erkannt, als Projektionssysteme vom äußeren Kniehöcker bzw. vom primären Pulvinar nach dem Felde 5 (Flechsig, 1904, S. 192).

Unter den Binnenfeldern (16 bis 36) sind die Randzonen durch Assoziationssysteme mit den benachbarten Sinnessphären verknüpft; die Zentralgebiete werden durch zahlreiche Assoziationssysteme mit den umgebenden Randzonen, sowie mit mehreren Sinnessphären doppelsinnig verbunden. Speziell vereinigt das parietale Binnenfeld (34) Leitungen aus der Tast-, Seh- und Hörsphäre, das temporale (36) dazu noch Leitungen aus der Riechsphäre, das frontale (35) solche aus allen Segmenten der Zentralzone und aus der Riechsphäre. (Flechsig, S. 235 bis 236[2]).

2. Bilaterale Assoziations- oder Binnensysteme (Balken).

Die kreuzenden Assoziationssysteme verlaufen durch den Balken und verbinden wesentlich, aber nicht ausschließlich (Meynert, Muratoff, Anton) die korrespondierenden Stabkranzfelder und Binnenfelder beider Hemisphären. In den erstgenannten entwickeln sich die Balkenfasern an zweiter und dritter Stelle, in den Assoziationszentren hingegen machen sie den Anfang (Flechsig). Demgemäß läßt der Balken eine deutliche myelogenetische Gliederung erkennen; auch nach lokalen Verletzungen in der motorischen Region des Hundes tritt Sekundärdegeneration ganz bestimmter Balkenbündel ein (Muratoff, Economo). Das Splenium und der Forceps erwiesen sich als Verbindung beider *Gyri angulares* und *Lobi occipitales* (Ferrier u. Turner, Probst).

Foville u. Hamilton hatten den Balken irrtümlich als eine Kreuzung von Stabkranzsystemen betrachtet, andererseits besteht er jedoch nicht ausschließlich aus Binnenfasern. Nach Ferrier u. Turner gehen nämlich auch Verbindungsfasern beider Thalami durch den Balken, nach Marchi u. Algheri, Vierhuff, Mellus, Sherrington, Ugolotti auch corticospinale, anscheinend auch einzelne corticopontine und corticothalamische Stabkranzfasern (vgl. oben).

II. Physiologie.

Zur Bestimmung des Verlaufes der Leitungsbahnen, speziell ihrer Anordnung innerhalb einzelner Querschnitte, ebenso zur Ermittelung der Funktion

---

[1]) Das Feld 36 empfängt somit lange Assoziationssysteme aus der Tastsphäre (2), der Riechsphäre (4 a, *Fasciculus uncinatus*), aus der Sehsphäre (5) und wohl auch aus der Hörsphäre (7), sowie aus dem *Gyrus angularis* (34). Die Assoziationssysteme 2 ⟶ 36, 34 ⟶ 36, 2 ⟶ 12 durchkreuzen sich unter dem hintersten Abschnitt der zweiten Schläfenwindung (Flechsig, 1904, S. 229). — [2]) Schon vom sog. *Gyrus angularis* niederer Affen gelangen, wie Ferrier u. Turner (Journ. of Anat. and Physiol. 1897, p. 627) auf Grund von sekundärer Degeneration fanden, Assoziationssysteme nach dem Occipitallappen, der ersten Temporalwindung und der ersten Scheitelwindung, hingegen fehlen absteigende Stabkranzbündel.

der einzelnen Systeme und Bahnen hat man sich vielfach der künstlichen Reizung und Läsion bedient: auch die pathologischen Defekte am Menschen werden dazu herangezogen.

1. Funktion der Cerebrospinalbahnen, speziell der Pyramidenbahn.

Dem oben geschilderten Reichtum an corticospinalen Bahnen (mindestens sechs) durch die Pyramide, den Linsenkern und den roten Kern, die *Formatio reticularis*, das Vierhügelgrau, ev. auch das Brückengrau, entspricht der physiologische Befund, daß Rindenreizung auch nach Pyramidendurchschneidung noch die üblichen kontralateralen Bewegungseffekte ergibt. Es sind dann allerdings stärkere Ströme erforderlich (Rothmann). Die ersten bezüglichen Beobachtungen an Affen, Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen machte Brown-Séquard[1]) (1882 bis 1885, publiziert 1888), den Herzen u. Loewenthal bestätigten. Analoges beschrieb Dupuy nach Pedunculusdurchtrennung (1886). In ganz exakter Weise wurde dieses Resultat am Hunde von Wertheimer u. Lepage (1896), Starlinger (1897), Prus (1898), H. E. Hering (1899 — auch am Affen) festgestellt.

Schon zuvor hatte Starlinger (1895) an Hunden (mit nachträglicher anatomischer Untersuchung) festgestellt, daß Durchschneidung beider Pyramiden ohne merkliche Wirkung auf die Motilität des Tieres bleibt: sowohl die Gemeinschaftsbewegungen wie auch die Intentionsbewegungen bestanden fort. — Analoges wurde an der Katze (Redlich, Probst) und am Affen (Rothmann) konstatiert. — Daß ein Teil der spinalen Haubenbahnen kreuzt, beweisen die Versuche von Wertheimer u. Lepage (1899) am Hund, denen zufolge Rindenreizung auch nach Durchtrennung der Pyramiden und nach Hemisektion der Medulla auf derselben Seite noch bilaterale Bewegung gibt. Der Effekt auf der Gegenseite scheint durch das System aus dem roten Kern vermittelt zu sein. Er kommt nämlich nach Durchtrennung des ventrolateralen Vorderseitenstrangrestes in Wegfall, hingegen besteht die Wirkung auf der gleichen Seite, welche wohl durch gewisse rückkreuzende Bahnen der *Formatio reticularis* vermittelt wird, noch fort (Rothmann, 1901). — Beim Aufsteigen in der Tierreihe gewinnt die Pyramidenbahn als motorische Spinalbahn immer mehr an Umfang und Bedeutung gegenüber den Haubenbahnen. So ist beim Affen im Gegensatze zum Hunde nach Durchtrennung der Pyramiden nur noch isolierte Bewegung der Finger oder der Zehen von der Rinde der vorderen Zentralwindung aus zu erhalten. Wird auch das Bündel aus dem roten Kern ausgeschaltet, so versagt die Rindenreizung völlig. Hingegen zeigt der Affe spontan noch Bewegungen — selbst feinere

---

[1]) Weniger exakt begründet waren die gleichlautenden älteren Angaben von Magendie (Précis élém. de phys., Bruxelles 1834, p. 147), von Schiff, welcher daraufhin die motorische Funktion der Pyramidenbahn überhaupt bestritt (Lehrbuch d. Phys. 1858, S. 306), von Herzen u. Loewenthal (Arch. de phys. 1886, p. 260). Brown-Séquard gibt zugleich an, daß nach Querdurchschneidung der Medulla unter Schonung der Pyramiden die Kontraktionen auf Rindenreizung hin deutlich schwächer ausfallen. Daß Stoddart (Brain 20, 441, 1898) nach medianer Spaltung der Medulla beim Hunde auf Rindenreizung nur noch Schwanzbewegungen erhielt, ist wohl auf die gleichzeitige erhebliche Läsion der Haubenbahnen überhaupt zurückzuführen.

Fingerbewegungen — er vermag also gewisse Haubenbahnen, welche wenigstens beim Affen der künstlichen Reizung von der Rinde aus nicht zugänglich zu sein scheinen, willkürlich auszunutzen. Isolierte Durchtrennung des Rotkern-Systems nach seiner Kreuzung erzeugt beim Affen eine rasch vorübergehende Parese der gleichseitigen Extremitäten, während diese Operation beim Hunde ohne Einfluß ist. (Rothmann, 1901/1902.)

Aus dem vorstehenden ist der Schluß abzuleiten, daß bei Hund, Katze und Affe die Pyramidenbahn (und die Bahn aus dem roten Kern) nicht die einzige corticospinale Leitung ist, welche der isolierten oder willkürlichen Bewegung dient — eine irrige Anschauung, welche lange herrschend war. Der mehrfach aufgestellten Vermutung, daß die Pyramidenbahn überhaupt nur den corticalen Hemmungswirkungen diene, widerspricht unter anderem der Befund, daß Reizung des Querschnitts der Pyramide im verlängerten Mark Bewegungen auslöst (Wertheimer u. Lepage, 1896). Es ist vielmehr nach H. E. Hering (1898[1]) anzunehmen, daß die Pyramidenbahn sowohl erregende wie hemmende Impulse zu leiten vermag. (Über ihre Bedeutung für die Vermittelung epileptischer Krämpfe vgl. Prus, Bischoff, H. E. Hering.) Auch bezüglich des Menschen ist klinisch der Nachweis nicht erbracht, daß die Pyramidenbahn die ausschließliche Vermittlerin der willkürlichen Bewegungen ist[2]).

E. Bischoff, Wien. klin. Wochenschr. 1899, S. 961. — Brown-Séquard, Compt. rend. 106, 1577, 1888; Arch. de physiol. 1889, p. 219, 606. — Dupuy, Compt. rend. soc. biol. 1886. — H. E. Hering, Pflügers Arch. 70, 559, 1898. — Derselbe, Wien. klin. Wochenschr. 1899, S. 831. — Rothmann, Zeitschr. f. klin. Med. 1901, S. 183; Monatsschr. f. Psychiat. 1901, S. 363; Arch. f. Physiol. 1902, S. 154 u. 1902, Suppl., S. 440. — Probst, Jahrb. f. Psychiat. 20, 181. — Prus, Wien. klin. Wochenschr. 1898, S. 857. — Starlinger, Neurol. Zentralbl. 1895, S. 390, Jahrb. f. Psychiat. 15, 1. — Wertheimer u. Lepage, Compt. rend. soc. biol. 1896, p. 438; Arch. de physiol. 1896, p. 614 u. 1897, p. 168; Compt. rend. soc. biol. 1899, p. 85.

2. Funktion der spinocerebralen Bahnen, speziell der Hauptschleife.

Der Stand unserer Kenntnisse von der Funktion der sensiblen Leitungsbahnen bildet, noch mehr als dies schon bezüglich der motorischen der Fall war, einen auffallenden Gegensatz zu der Fülle von sichergestellten tektonischen Daten. Die klinische Beobachtung (Redlich) spricht zwar dafür, daß in der inneren Kapsel die Leitungsbahnen für den Muskelsinn und für die Hautsensibilität bis zu einem gewissen Grade räumlich gesondert verlaufen, und zwar die erstere weiter nach vorn, gleich hinter der Pyramidenbahn — der Vermutung entsprechend, daß das Rindenfeld des Muskelsinnes in den Wänden der Zentralfurche, jenes für die Hautsensibilität mehr nach hinten und nach innen gelegen sei. In analoger Weise erscheint nach Wernicke, Senator, Goldscheider, Bogatschew (Déjerine u. Long contra) die Muskelsinnbahn beim Menschen schon in der Oblongata von den Bahnen der Hautsensibilität getrennt; nach Kirchhoff desgleichen die Bahn der Schmerzempfindlichkeit. Oordt zieht den Schluß, daß die Leitung für den Tastsinn

[1]) Vgl. auch Probst, Jahrb. f. Psychiat. 20, 181. — [2]) Vgl. die zusammenfassende Darstellung von A. Pilcz (Wien. klin. Wochenschr. 1901, Nr. 50).

im ventromedialen Teile der *Formatio reticularis* verlaufe. — Wir vermögen heute noch nicht den einzelnen bekannten corticopetalen Leitungsbahnen die Vermittelung bestimmter Sensibilitätskategorien zuzuschreiben. Selbst bezüglich der Hauptschleife ist es nicht sichergestellt, ob ihr ausschließlich die Vermittelung einer bestimmten Sinnesqualität, etwa des Muskelsinnes (nach manchen daneben die Vermittelung der präzisen Lokalisation von Tasteindrücken), zukommt. Bezüglich der Analogieschlüsse, welche man aus den funktionellen Daten über bestimmte Rückenmarksstränge auf die Funktion der Folgesysteme in der Medulla und im Großhirn ziehen könnte, vergleiche man das Kapitel über Rückenmark.

3. Innere Kapsel.

Bezüglich der motorischen Leitungen im Mark der erregbaren Zentralzone wurden bereits oben eine Anzahl mehr allgemeiner Daten beigebracht. — Hier sei in erster Linie der Beobachtungen gedacht, welche die Anordnung der Bahnen in der inneren Kapsel betreffen. Einen physiologischen Nachweis über den Verlauf der motorischen Bahnen erbrachte zuerst Hitzig durch Reizung der Faserzüge in der Umgebung des Linsenkerns und in der inneren Kapsel, und zwar mittels eingesenkter Elektroden (Lanzenrheophor — G. A. 1874, **1**, 50); doppelseitige ausgebreitete Bewegungen waren die Folge. Andererseits konstatierten Carville u. Duret (1875) nach Durchtrennung der vorderen zwei Drittel der inneren Kapsel beim Hunde halbseitige Lähmung. — Das *Centrum ovale* sowie die innere Kapsel wurde nach Freilegung durch Schnitt von Balogh, dann von Fr. Franck u. Pitres erregbar befunden, jedoch nur an bestimmten Stellen — nämlich in der zentralen Abteilung, d. h. in der Gegend des Knies und in den vorderen zwei Dritteln des Hinterschenkels[1]). Die eingehendsten experimentellen Studien über die Anordnung der motorischen Bahnen in der *Capsula interna* verdanken wir Beevor u. Horsley (auch Sherrington, Sellier u. Verger, H. E. Hering). Nach den Versuchen am *Macacus* und am Orang folgen (vgl. Fig. 21 auf S. 150) im Knie und im hinteren Schenkel aufeinander: die Reizstellen für Augenwendung und Lidöffnung, und zwar zuvorderst Augenwendung nach der Gegenseite, dann Augenwendung nach derselben Seite, die Reizstellen des Mundfacialis und für die Zunge, hierauf jene für Schulter, Ellbogen, Hand, Finger, Rumpf, Hüfte, Knie, Zehen. Die Bewegungen von Zunge und Rumpf waren nur kontralateral, die im Gebiete des Augen- und Mundfacialis überwiegend kontralateral; nur das Aufwerfen der Lippen, das Kauen und Schlucken sowie der Stimmritzenschluß erfolgte auf beiden Seiten gleichmäßig[2]). Nicht bloß im Knie, auch ganz hinten in der inneren Kapsel (von der motorischen Sehstrahlung aus) sind Augenbewegungen zu erzielen (Sherrington). — Bezüglich der sensiblen Bahnen liegt die Beobachtung von Veyssière vor, daß Verletzung des hinteren Kapselschenkels am Hunde Anästhesie auf der Gegenseite bedingt.

---

[1]) Beim Kaninchen löst Reizung in der Nähe des Kapselknies eine Folge von Kaubewegungen und eine schließliche Schluckbewegung aus (Glicky, Réthi). — [2]) Die Reizstelle für Adduktion der Stimmbänder liegt beim Affen am Beginn des hinteren Kapselschenkels, hinter und unter den Hyploglossusfasern (Beevor u. Horsley) — bei Katze und Hund gerade am Kapselknie (Horsley u. Semon).

Am Menschen haben klinische Fälle von isolierter Lähmung (eventuell kombiniert mit *Chorea posthemiplegica* — Weir Mitchell, Charcot) zur Erkenntnis einer ganz analogen Anordnung der motorischen Kapselbahnen geführt. Bezüglich der sensiblen ist nach Redlich zu erschließen, daß dicht hinter den Pyramidenbahnen zunächst die Bahn des Muskelsinnes, dann jene der Hautsensibilität gelagert ist. Als Reizerscheinung dieser Gegend wurden sogenannte zentrale Schmerzen beobachtet (Gowers, Nothnagel, Edinger, Biernacki), als Läsionseffekt Anästhesie der Haut und der Muskulatur (Türk, Déjerine, Schaffer), mitunter außerdem Herabsetzung von Geruch, Geschmack, Gehör auf der Gegenseite und Erblindung für die kontralateralen Gesichtsfeldhälften (Charcot, Wernicke).

Balogh, Sitzungsber. d. ung. Akad. 7 (1876). — Beevor u. Horsley, Proc. Roy. Soc. 47, 286, 1890; 48, 159, 1890; Philos. Trans. B. 1890, p. 55. — Biernacki, Deutsche med. Wochenschr. 1893, Nr. 52. — Déjerine, Arch. de physiol. 1890, p. 588. — Edinger, Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. 1. — Fr. Franck u. Pitres, Arch. de physiol. 1885, p. 149. — Glicky, Eckhards Beitr. 7, 177, 1875. — H. E. Hering, Pflügers Arch. 70, 559, 1898. — Horsley u. Semon, Philos. Trans. 181. — Redlich, Wien. klin. Wochenschr. 1893, Nr. 24 bis 30. — Réthi, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 102 (3), 1895. — Schaffer, Neurol. Zentralbl. 1902, S. 1004. — Sellier u. Verger, Compt. rend. soc. biol. 1898, p. 989. — Sherrington, Journ. of Physiol. 17, 27, 1894. — Veyssière, Arch. de physiol. 1874, p. 288.

4. Hirnschenkelfuß.

Bei Reizung des Hirnschenkelfußes tritt Bewegung der kontralateralen Extremitäten ein (Albertoni u. Michieli). Doch erweist sich bei genauerer Untersuchung auf dem Querschnitt nur die mittlere Abteilung als erregbar. Die Reihenfolge der motorischen Effekte (am Affen — Beevor u. Horsley) lautet von medial nach lateral meist: Gesicht, Arm, Rumpf, Bein.

Auf den Verlauf von vasoconstrictorischen Bahnen im Hirnschenkelfuß weist die Beobachtung Budges hin, daß dessen Reizung erhebliche Blutdrucksteigerung bedingt — nach Danilewsky auch Pulsverlangsamung und Atmungsbeschleunigung.

Albertoni u. Michieli, Lo sperim. 1876, p. 136. — Beevor u. Horsley, Zentralbl. f. Phys. 1898, S. 485. — Budge, Pflügers Arch. 6, 303, 1872. — Danilewsky, ebenda 9, 128, 1875.

5. Balken.

Der Balken wurde von Ferrier am Affen zunächst als unerregbar bezeichnet. Dieselbe Angabe machten — entgegen Brown-Séquard — Fr. Franck u. Pitres, sowie Lo Monaco für den Hund. Hingegen gelang es Mott u. Schäfer, am Affen deutliche Bewegungseffekte (durch indirekte Erregung der motorischen Region via Kommissurfasern) zu erhalten. Das Ausbleiben einer Wirkung bei seitlichem Abrücken der Elektroden vom Balken nach der Hemisphäre hin und der Wegfall der Effekte nach Abtragung der motorischen Region liefert den Beweis dafür. Nach dem Ergebnis der Reizung in der Kontinuität wie auf der Schnittfläche folgen aufeinander: Augen und Kopf, oberer Teil des Rumpfes und Schulter, Arm, Finger, Hüfte, Schwanz, Fuß; bezüglich des Facialis wurde kein Effekt beobachtet, Reizung des Rostrum und Splenium blieben anscheinend ohne Bewegungserfolg. Doch

erhielt Sherrington Augenbewegungen sowohl etwas hinter dem Knie wie am Splenium.

Wird die Durchtrennung des Balkens ohne Verletzung der Hemisphäre ausgeführt, so zeigt der Hund keine merklichen allgemeinen Störungen, eventuell vorübergehend Konvulsionen (Carville u. Duret, Koranyi, Lo Monaco, Muratoff). Auch beim Menschen kann Balkenmangel ohne auffallende Symptome vorkommen (Anton u. Zingerle), meist besteht allerdings gleichzeitig Idiotie und Epilepsie (Arndt u. Sklarek, Probst).

Arndt u. Sklarek, Arch. f. Psychiat. **37** (3), 1903. — Brown-Séquard, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 261. — Ferrier, Proc. Roy. Soc. 1875. — Imamura, Pflügers Arch. **100**, 495, 1903. — Koranyi, ebenda **47**, 35, 1896. — Lo Monaco, Riv. di patol. nerv. 1897; Arch. ital. de Biol. **27** (1897). — Mott u. Schäfer, Brain **13**, p. 174, 1890. — Muratoff, Neurol. Zentralbl. 1893, Nr. 12, S. 714. — Probst, Arch. f. Psychiat. **35**, 709, 1901. — Sherrington, Journ. of Physiol. **17**, 27, 1894. — F. Wahler, Balkentumoren, D. J. Leipzig 1904. — Zingerle, Arch. f. Psychiat. **30**, 400, 1898.

Zusammenfassung der Lokalisationsdaten.

Sowohl die Wirkungen künstlicher Rindenreizung, als die Effekte experimenteller wie pathologischer Läsion, nicht minder die tektonischen und rindenhistologischen Befunde haben mit Sicherheit zu dem Resultate geführt, daß die Hirnrinde eine funktionelle wie morphologische Gliederung besitzt, daß die Komponenten der Motilität wie der Sinnesfunktion lokalisiert sind.

Die Hirnoberfläche besteht nach Flechsigs Dualitätstheorie aus zweierlei gesonderten Feldern: aus Stabkranz- oder Projektionsgebieten und aus Zwischengebieten, Binnenfeldern oder Assoziationszentren. Speziell sind die Sinnessphären mit der Körperperipherie verknüpft durch einen doppelten, sowohl sensiblen wie motorischen Stabkranz, welcher sich in eine große Anzahl von Leitungsbahnen, zum Teil nach verkoppelten oder konjugierten Strangpaaren, gliedert. — Die Binnenfelder entbehren einer direkten Stabkranzverbindung mit der Körperperipherie und erscheinen nur durch gleichseitige wie gekreuzte Assoziationssysteme mit den Sinnessphären und untereinander verbunden. In den Binnengebieten dürfen wir wohl die Stätten des assoziierten Gedächtnisses sowie der höheren geistigen Funktionen überhaupt vermuten. Das Prinzip einer solchen Zweiteilung der Hirnoberfläche scheint innerhalb der ganzen Wirbeltierreihe zu gelten. Der Fortschritt der Hirnausbildung beim Aufsteigen in derselben betrifft nicht so sehr die um die Hauptfurchen herum gelegenen Sinnessphären, als vielmehr die Binnenfelder, welche hauptsächlich den Stirnpol, die Scheitel- und die Schläfengegend einnehmen. Dieselben zeigen bereits beim anthropoiden Affen eine erhebliche, beim Menschen weitaus die höchste Entfaltung.

Die Ausdehnung der Sinnessphären geht parallel der Größe und dem Elementenreichtum der peripheren Aufnahmsfläche und des peripheren Sinnesnerven (Flechsig, 1904, S. 86). Besonders deutlich tritt dieses Verhalten hervor, wenn wir den ausgedehnten sensiblen Teil der Zentralzone, die weniger umfangreiche Sehsphäre und die recht bescheidene Hörsphäre miteinander vergleichen. In der Zentralzone selbst weist die zum Teil wenigstens dem Rumpf entsprechende frontale Abteilung fast gleichviel sensible Stab-

kranzfasern auf wie die Rolandosche Abteilung, welche die Extremitäten und den Kopf beherrscht (Flechsig).

In analoger Weise wächst mit dem Aufsteigen in der Tierreihe die Differenzierung innerhalb der motorischen Region oder Zentralzone. Die Trennung der Innervationsbezirke für die Gliedersegmente, sowie für die verschiedenen Einzelbewegungen schreitet vorwärts. Bei den Anthropoiden sind schon weit weniger kombinierte Bewegungen von der Rinde aus zu erhalten als bei den niederen Affen. Hingegen lassen sich beim Kaninchen, auch noch bei der Katze, komplizierte Schwimm- und Kletterbewegungen auslösen, selbst eine Folge von Kaubewegungen, an die sich eine Schluckbewegung anschließt. Die einzelnen motorischen Zentren erweisen sich als um so umfangreicher, je feiner und komplizierter die Bewegungen der zugehörigen Muskulatur sind (Starr, Obersteiner, Beevor u. Horsley).

Während die künstliche Reizung der Zentralrinde sehr erhebliche örtliche Verschiedenheiten der Erregbarkeit aufdeckt und für Minimalreize den Effekt auf einzelne, eng umschriebene Stellen, sogenannte Foci[1]), zugleich auf einzelne Muskeln und Muskelpartien beschränkt, erweisen sich die spontanen Bewegungen der Tiere und des Menschen als kombiniert. Sie beruhen nicht auf Aktion je eines einzelnen Muskels, sondern auf dem geordneten Zusammenwirken einer großen Anzahl von Motoren, unter denen die Antagonisten eine reziproke Innervation erfahren können. Selbst in der geradlinigen Bewegung der Augen nach rechts und links möchte ich eine kombinierte Muskelaktion vermuten. Andererseits ist es sehr wahrscheinlich, daß in denselben motorischen Zellen und Leitungsfasern Erregungsvorgänge wie Hemmungsprozesse ablaufen können (Bubnoff u. Heidenhain, H. E. Hering).

Vielleicht schon beim Hunde, sicher beim Affen und beim Menschen vollzieht sich innerhalb der Rolandoschen Region eine teilweise Trennung der motorischen und der sensiblen Zentren, so daß die ersteren überwiegend die vordere, die letzteren — speziell jene für den Muskelsinn und den Tastsinn s. str. — vorzugsweise die hintere Zentralwindung einnehmen. Die motorischen Zentren in der vorderen Zentralwindung dienen sowohl den willkürlichen Bewegungen, also der Ausführung isolierter Bewegungen und der Anregung von Gemeinschaftsbewegungen, dann aber auch den Rindenreflexbewegungen auf sensible Eindrücke hin. In der Flächenausdehnung wenigstens fallen die motorischen Intentionszentren und die Zentren für Rindenreflexe auf die Skelettmuskulatur, speziell für Rindenreflexe nach taktilen und kinästhetischen Eindrücken, zusammen. Die Bedeutung, welche die Sensibilität überhaupt für die Motilität besitzt, wurde bereits oben mehrfach angedeutet, speziell der dirigierende Einfluß des sogenannten Muskelsinnes betont (Ch. Bastian). Eingehende Aufschlüsse bietet auch die experimentelle Ausschaltung der hinteren Spinalwurzeln und damit aller sensiblen Bahnen (Ch. Bell, Exner u. Pineles, Mott u. Sherrington, H. E. Hering, H. Munk).

Die aus der Seh-, Hör-, Riech- und Schmecksphäre absteigenden Bahnen dienen in erster Linie dazu, an dem zugehörigen Sinnesorgane Bewegungen

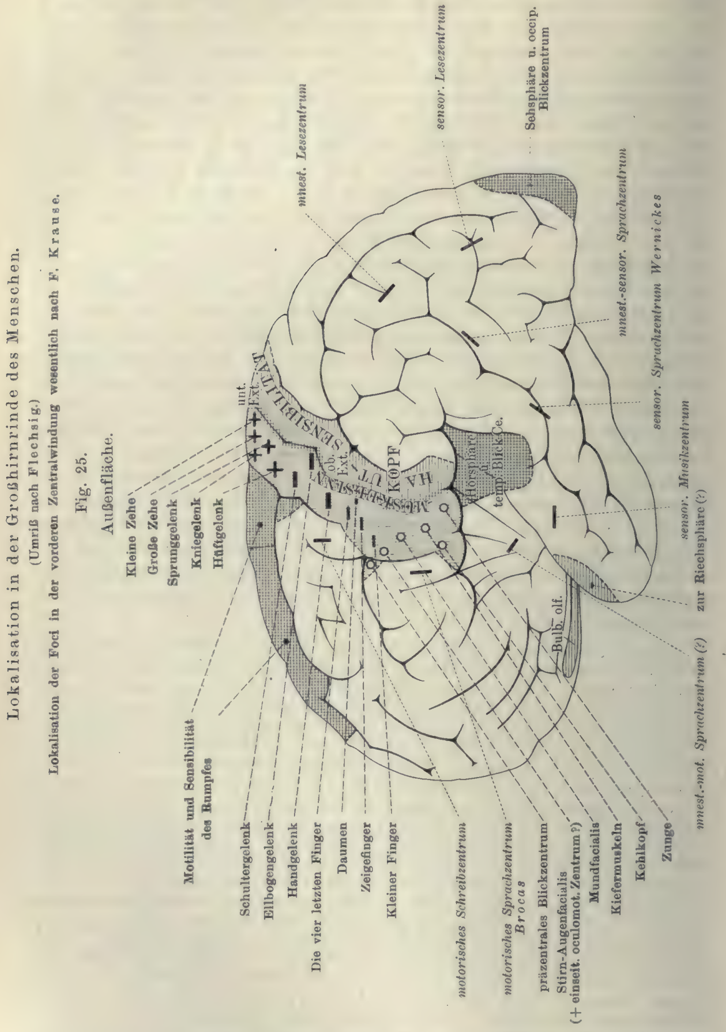
---

[1]) Der Entdecker dieses Verhaltens, Hitzig, hat schon 1870 die Vermutung ausgesprochen, daß die „Foci" nur „Sammelplätze abgeben, durch deren Vermittelung die Lebensäußerungen weiterer Gebiete der Rinde in die Peripherie geworfen würden" (G. A. 2, 601).

im Interesse seiner Funktion zu veranlassen. Es sei erinnert an die Wendung und Einstellung von Kopf und Augen nach dem Orte des Lichtes oder nach der Quelle des Schalles, an die Einstellbewegung des äußeren und wohl auch des inneren Ohres, an die Schnüffelbewegungen auf Geruchseindrücke hin, an die Leckbewegungen bei Einwirkung von Geschmacksreizen. Diese Einrichtung, daß spezifische motorische Reaktionen von den einzelnen Sinnessphären aus zustande kommen, bringt es mit sich, daß dasselbe Glied, derselbe Muskel von verschiedenen Rindenstellen aus zu verschiedenen Zwecken, eventuell auch in verschiedener Kombination in Tätigkeit versetzt werden kann. Speziell gilt dies von dem die gesamten höheren Sinnesorgane tragenden Kopf, sowie von den Augen. Für diese beiden Motoren, welche sich gegenseitig ergänzen wie kompensieren können, bestehen — neben der nur einseitigen Vertretung des Auges in der Zentralregion — nicht weniger wie drei Zentren assoziierter Bewegung beider Augen und des Kopfes, nämlich ein präzentrales, ein occipitales und ein temporales Blickzentrum. Der anscheinend bloß auf die Augenmuskeln der Gegenseite wirksame Focus, welcher bisher allerdings nur beim Hunde nachgewiesen ist, tritt unter gewöhnlichen Verhältnissen entweder nicht in Aktion oder nur mit beiderseits gleicher Innervationsweise — scheinen doch, wenigstens normalerweise, beide Bulbi als Hälften eines einzigen Doppelauges ausschließlich gleichzeitige und gleichmäßige Bewegungsimpulse zu erhalten (E. Hering[1]). Die Tätigkeit des präzentralen Blickzentrums, welches teils durch Vermittelung der Vierhügel, teils direkt mit den Augenmuskelkernen in Verbindung steht, dürfte einerseits in dem spähenden, beim Menschen auch willkürlichen Umherwenden von Kopf und Augen zum Ausdruck kommen, bei dem ein optischer, akustischer oder taktiler Anhaltspunkt noch nicht gegeben ist — wir könnten es demnach wohl als Spähzentrum oder skopisches Blickzentrum bezeichnen[2]). Andererseits tritt es vermutlich reflektorisch in Aktion auf sensible Eindrücke

[1]) Auch die Stellungsänderung beider Augen im Interesse des binocularen Sehens, die sog. Fusionsbewegungen (Hering, F. B. Hofmann u. A. Bielschowsky), ebenso die bisher bekannten oculomotorischen Effekte, welche sich durch Reizung wie durch Läsion des Labyrinths, der Vestibularisleitung, der Kleinhirnstiele und des Kleinhirns erzielen lassen, erweisen sich als beruhend auf einer binocularen, assoziierten Innervation. Selbst die Änderungen, welche die Augenstellung bei Schielenden — als eine tonische Gleichgewichtslage aufzufassen! — infolge eines Wechsels der Abbildungsverhältnisse (z. B. beim Abdecken des schielenden Auges — A. Bielschowsky) erfährt, beruht, wenigstens zum Teil, auf einer binocularen Innervation (Schlodtmann u. Tschermak). Inwiefern unter besonderen Bedingungen eine wirklich einseitige, nicht bloß scheinbar einseitige (Hering) Innervation des „Einzelauges" vorkommt, bedarf noch der Untersuchung. Durch die Existenz des einseitig wirksamen Augenfocus (Hitzig, 1874), dessen Nachweis beim Menschen und Affen allerdings noch aussteht, ist die Grundlage für eine solche Möglichkeit zweifellos gegeben. — [2]) Ein Ausfall dieser Funktion würde sich darin zeigen, daß die Augen zwar einem bewegten Objekte zu folgen vermögen, nicht aber willkürlich darauf eingestellt werden können. — Bezüglich der Details der Pathologie sei hier nur verwiesen auf Wilbrand u. Sänger, Neurologie des Auges, 3 Bände, Wiesbaden 1901 bis 1904; A. H. Krüger, Die bei Erkrankungen des Schläfenlappens und des Stirnlappens beobachteten Symptome, mit besonderer Berücksichtigung der ocularen Symptome, Marburg 1903; Siemon, Weitere Beiträge zu den Beziehungen zwischen Gehirn und Auge (*Lobus parietalis, Corpus callosum*), Marburg 1901.

hin. Intentionszentrum und taktiles Rindenreflexzentrum dürften, wenigstens im groben, für Augen und Kopf ebenso zusammenfallen wie für die Skelett-



Lokalisation in der Großhirnrinde des Menschen.
(Umriß nach Flechsig.)
Lokalisation der Foci in der vorderen Zentralwindung wesentlich nach F. Krause.

Fig. 25.
Außenfläche.

muskulatur *sensu strictori*. Der zentrale Kopffocus (Hitzig) kommt sowohl für isolierte Bewegungen des Kopfes, die eventuell sekundär Mitbewegung

der Augen veranlassen, in Betracht, wie für die Mitbewegung des Kopfes bei Bewegung des Stammes. Das occipitale Blickzentrum oder die motorischen Zellen der Sehsphäre treten offenbar erst in Tätigkeit auf optische Eindrücke hin, welche die Aufmerksamkeit und damit den Blick, förmlich auf dem Wege des Reflexes, auf sich ziehen und auch bei Ortsbewegung an sich gefesselt halten[1]). Auf akustische Eindrücke hin reagiert endlich das temporale Blickzentrum. — Auch bezüglich der Rumpfmuskulatur wurde oben die Frage nach einer eventuellen doppelten Innervation von der Rinde her aufgeworfen.

Fig. 26.

Innenfläche.

Eine Sonderleitung anderer Art kommt den Sprachimpulsen zu, welche von der Brocaschen Stelle aus dem Zentrum und den Bahnen des *Nervus facialis, hypoglossus* und *accessorius* in bestimmter Kombination erteilt werden.

Aber schon von einer und derselben Partie der Zentralzone gehen mehrere, teils einfach gebaute, direkte Leitungsbahnen aus, teils komplizierter zusammengesetzte, indirekte. Nach dem Rückenmark führen gleich mindestens sechs, nach den Hirnnerven, abgesehen von der Sprachbahn, anscheinend zwei; speziell geht für den Facialis neben der direkten Leitung durch den Hirnschenkelfuß noch eine indirekte durch den Sehhügel, welche den Gesichtsausdruck bei Gemütsbewegungen beherrscht. Ob der großen Zahl der motorischen Bahnen, die ins Rückenmark absteigen, besondere Verwendungsarten der dadurch versorgten Muskeln entsprechen, müssen wir unentschieden lassen. Ebensowenig vermögen wir heute schon die einzelnen Qualitäten, welche die

[1]) Es dient dem *ὁρᾶν* im Gegensatze zum *σκοπεῖν*. Auch dieses Zentrum ist teils indirekt durch die Vierhügel, teils direkt mit den Augenmuskelkernen verknüpft. Die Verbindungsweise des temporalen Blickzentrums ist noch nicht genau festgestellt.

Sensibilität der Haut und des Bewegungsapparates aufweist, an bestimmte der vielen Bahnen zu verteilen, welche aus dem Rückenmark nach der Zentralregion emporsteigen.

Lokalisation in der Großhirnrinde des Hundes.
(Umriß nach Langley.)

Fig. 27.
Außenfläche.

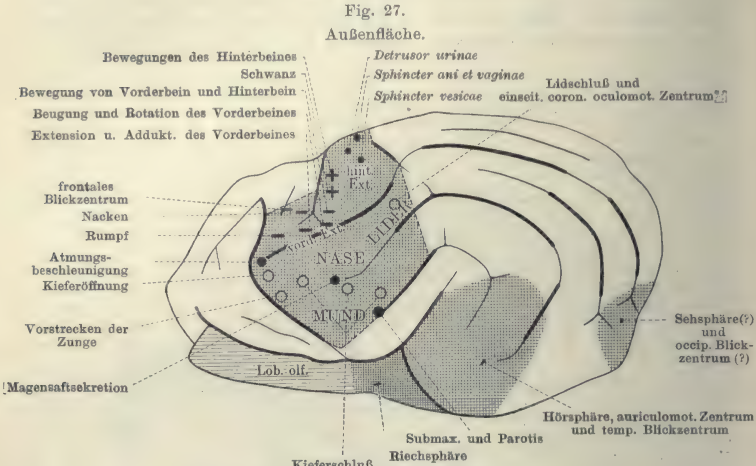
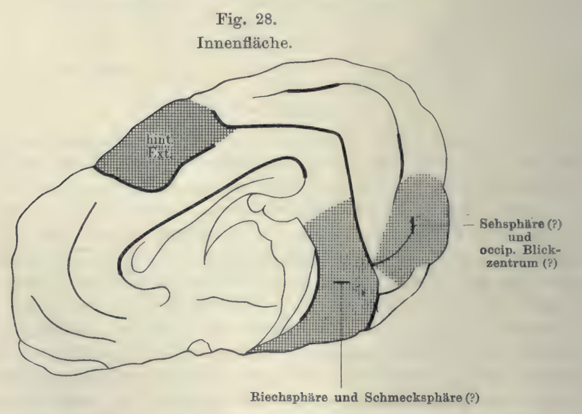


Fig. 28.
Innenfläche.



Die wichtigsten Daten aus dem reichen Detail, welches in den früheren Kapiteln geboten wurde, seien schließlich für die Hirnrinde des Menschen (vgl. Fig. 25 u. 26), sowie für jene des Hundes (vgl. Fig. 27 u. 28) zu einem graphischen Gesamtbilde vereinigt.

Siebentes Kapitel.

Physiologie der subcorticalen Ganglien.

I. *Nucleus caudatus — Corpus striatum.*

Die Funktion des *Nucleus caudatus* ist ebensowenig erschöpfend geklärt wie seine Verbindungsweise: nur ein Zusammenhang mit den Stabkranzfeldern des Stirnhirns (reticuliertes corticocaudales Bündel — Obersteiner u. Redlich), sowie reiche Beziehungen zum Thalamus und Linsenkern (Edingers basales Vorderhirnbündel, Probst — nach Münzer und Wiener auch zur Medulla) ließen sich feststellen.

Bei elektrischer wie mechanischer Reizung des *Corpus striatum* an Affe, Hund, Katze, Schakal und Kaninchen wurde zwar von mehreren Beobachtern (Burdon-Sanderson, Hermann, Hitzig, Ferrier, Carville u. Duret; von Danilewsky Steigerung des Blutdruckes, Verlangsamung von Puls und Atmung) tonische Kontraktion auf der Gegenseite erhalten. Doch handelt es sich nach Fr. Franck u. Pitres, Beevor u. Horsley, Ziehen, Schüller nur um Nebeneffekte infolge von Mitreizung der inneren Kapsel, mit deren Topographie die Reihenfolge der scheinbaren Reizpunkte übereinstimmt (Schüller). Bei möglichst isolierter Reizung erwies sich das *Corpus striatum* als unerregbar (die Genannten, ebenso Glicky, Eckhard, Braun, Minor, Couty, Rosenthal; Soltmann an neugeborenen Tieren). Dasselbe ist der Fall, wenn vorsichtsweise nach Minors Kontrollmethode längere Zeit vor dem Reizversuche die motorische Rindenregion abgetragen wurde und die Kapselbahnen zur Degeneration gebracht waren (Schüller). Es fehlen dann die Reizeffekte an der Skelettmuskulatur, die Beschleunigung der Atmung, die Kontraktion der Blase — es erfolgt nur mehr eine übrigens geringe Blutdrucksteigerung.

Nach Verletzung einer bestimmten Stelle im Streifenhügel, nämlich in der Mitte seiner Längenausdehnung, nahe der Grenze gegen den Ventrikel, am sogenannten *Nodus cursorius*, beobachtete Nothnagel, ähnlich Carville u. Duret, zunächst ruhiges Verhalten des Tieres durch zwei bis zehn Minuten, dann aber stürmisches Laufen und Vorwärtsspringen durch $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde, bei umfangreicher Verletzung zugleich Reitbahnbewegung. Nothnagel betrachtete daraufhin damals den *Nucleus caudatus* als ein Zentrum für komplizierte automatische Bewegungen[1]; dafür liegt jedoch kein ausreichender Beweis vor, wenn auch heute eine genaue Erklärung der geschilderten Erscheinungen noch nicht zu geben ist.

Motorische Dauerdefekte sind nicht zu beobachten (Valentin, Schiff, Longet, Vulpian, Carville u. Duret, Nothnagel, Goltz, Stieda — hingegen nach Sellier u. Verger Hemiparese und Hemianästhesie); nur die Haltung der Extremitäten ist unzweckmäßig, die Erregbarkeit der Tiere erscheint gesteigert (Baginsky u. Lehmann). — Auch die Fälle von iso-

[1]) An Tauben und Hunden beobachtete H. Munk (1884), an Kaninchen Aronsohn (1886) Störungen der Nahrungsaufnahme nach Verletzung der *Corpora striata.*

lierter Läsion des *Nucleus caudatus* beim Menschen bieten keine motorischen Ausfallserscheinungen (Déjerine, Reichel).

Hingegen erscheint eine Beziehung des Streifenhügels zur Wärmeproduktion und Wärmeregulierung an Mensch und Tier sichergestellt. Hyperthermie nach Verletzung beschrieben Richet, Ott (zugleich Wegfall der Wärmedyspnoe), Aronsohn u. Sachs. Girard, H. White, Baculo, Guyon, Sawadowski, Sakowitsch, Ito bestätigten diesen Befund an Kaninchen und Hunden, bei denen die Temperatursteigerung im Mittel 1,64° C beträgt, nach $^1/_2$ Stunde beginnt und etwa 60 Stunden dauert. Guicciardi u. Petrazzani, Ott, Kaiser und andere beobachteten einen analogen Effekt am Menschen (bis 2,3° C auf der Gegenseite). Die wirksamste Stelle liegt in der Mitte vom freien Rande des *Nucleus caudatus*. Der Temperaturanstieg ist nach Ito durch gesteigerte Wärmebildung in den Verdauungsdrüsen bedingt, er erfolgt im Duodenum am raschesten. Aronsohn hingegen verlegt die Wärmebildung beim Gehirnfieber in die Muskeln, da dasselbe bei schwacher Curarevergiftung ausbleibt.

Aronsohn u. Sachs, Zentralbl. f. med. Wiss. 1885, Nr. 50; Arch. f. Physiol. 1885, S. 466; Pflügers Arch. **37**, 232, 625, 1885; T. Bl. d. 59. Naturf.-Vers. Berlin 1886, S. 143; Virchows Arch. 1902, S. 347. — Baculo, Centri termici, 2. Ed., Napoli 1891. — Beevor u. Horsley, Philos. Trans. **55** B (1890). — Baginsky u. Lehmann, Virchows Arch. **106**, 258, 1886. — Burdon-Sanderson, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, S. 513. — Carville u. Duret, Arch. de physiol. 1875, p. 352. — Danilewsky, Pflügers Arch. **9**, 128, 1875. — Eckhard, Handb. d. Physiol. von Hermann **2**, 2, Kap. IV, 1879. — Ferrier, Functions of the brain, 1. Ed. 1876, 2. Ed. 1886; Proc. Roy. Soc. **22**, 229 und **23**, 409, 1875. — Fr. Franck u. Pitres, Arch. de physiol. 1883, p. 80. — Girard, Arch. de physiol. 1886, p. 295; 1888, p. 312. — Glicky, Eckhards Beitr. **7**, 177, 1875. — Guicciardi u. Petrazzani, Riv. sperim. **13**, 399, 1888. — Guyon, Contrib. à l'étude d'hyperthermie centrale, Paris 1893, und Compt. rend. soc. biol. 1898. — Hermann, Pflügers Arch. **10**, 77, 1874. — Hitzig, Zentralbl. f. med. Wiss. 1874, S. 548. — Ito, Arch. f. Physiol. 1898, S. 537, und Zeitschr. f. Biol. **38**, 63 u. 652, 1898 (sehr eingehende Arbeit, umfassende Literatur). — Kaiser, Neurol. Zentralbl. 1895, S. 457. — H. Munk, Congr. internat. d. sc. méd. Copenhague 1884, Compt. rend. **1**, 58. — Münzer u. Wiener (Striatum — Bulbusbahnen), Monatsschr. f. Psychiat. **3** (1898). — Ott, Philad. Med. News. 1888, p. 588; Brain **11**, 433, 1889. — Probst, Arch. f. Anat. 1903, S. 138. — Prus, Wiener klin. Wochenschr. 1899, S. 1199. — Richet, Compt. rend. und Compt. rend. soc. biol. 1884, 1885; Arch. de physiol. 1885, p. 237; Pflügers Arch. **37**, 624, 1885. — Sakowitsch, Dritter Ventrikel und Körpertemperatur, D. J., Petersburg 1897. — Sawadowski, Zentralbl. f. med. Wiss. 1888, Nr. 8. — Schüller, Zentralbl. f. Physiol. 1902, S. 222; Jahrb. f. Psychiat. **22**, 90, 1902. — Sellier u. Verger, Compt. rend. soc. biol. 1898, p. 522. — Stieda, Neurol. Zentralbl. 1903, S. 357. — W. H. White, Journ. of Physiol. **11**, 1, 1890; B. med. Journ. 1891, p. 569. — Ziehen (Physiol. der subcort. G.), Neurol. Zentralbl. 1888, S. 424; Arch. f. Psychiat. **20** und **21**.

II. *Nucleus lentiformis.*

Tektonisches.

Die aufsteigenden Verbindungen des Linsenkerns mit der Rolandoschen Region, welcher auch teils direkt, teils via Linsenkern der Luyssche Körper und die *Substantia nigra* zugehören, sowie mit der hippocampischen Zone wurden oben geschildert; ebenso die Zufuhrleitungen aus der Schleifenbahn,

dem prädorsalen Längsbündel, dem roten Kern, dem Sehhügel, auch aus dem *Nucleus caudatus*, sowie die Abfuhrbahnen nach dem Luysschen Körper beider Seiten und nach der Hauptschleifenregion (mit unbekannter Endigung — Flechsig). Auch wurde bereits erwähnt die von Déjerine angenommene Einschaltung des Linsenkerns in die corticospinale Bahn durch den roten Kern und das Monakowsche Bündel.

Funktionelles.

Aus dem tektonischen Verhalten ist auf eine Beziehung des Linsenkerns zur Sensibilität und zum Gercuhssinn zu schließen, doch hat das Tierexperiment wie die menschliche Pathologie bisher nähere Aufschlüsse nach dieser Richtung versagt. Auch die schon in früherer Zeit (z. B. Hitzig, 1874) vielfach ausgesprochene Vermutung, daß der Linsenkern gewissen Bewegungen vorstehe, speziell den von der Rinde bloß angeregten Bewegungen automatischen Charakters, läßt sich bisher nicht erweisen. Die künstlichen Reizungen ergaben zwar in den alten Versuchen von Hitzig (mittels des Lanzenrheophors, 1874), ebenso in den späteren von Johannsen und Ziehen ein scheinbar positives Resultat, nämlich zuerst tonische, dann klonische Kontraktionen, welche in den Rumpfmuskeln der Gegenseite begannen, zugleich Speichelfluß und Harnentleerung. Die exakten Reizversuche von Beevor u. Horsley lauten jedoch auf Unerregbarkeit des Linsenkernes. — Zerstörung desselben sollte nach den älteren Experimenten Nothnagels eine Lähmung der Rumpfmuskulatur auf der Gegenseite und dadurch konkave Krümmung der Wirbelsäule nach der verletzten Seite hin bewirken, doppelseitige Exstirpation sollte denselben Effekt haben wie Großhirnabtragung. Diese Ergebnisse waren jedoch durch Mitverletzung der inneren Kapsel kompliziert. Dasselbe gilt wohl von klinischen Beobachtungen über choreatische Bewegungen (Anton) und über Störungen des Kauens und Schlingens bei doppelseitiger Erkrankung des Linsenkerns (Brissaud, Lépine); wenigstens fanden Déjerine, Reichel und andere bei isolierter Zerstörung des *Nucleus lentiformis* keine Ausfallserscheinungen.

Anton, Wiener klin. Wochenschr. 1893, S. 859. — Hebold, Arch. f. Psychiat. **23**, 447, 1891. — Nothnagel, Virchows Arch. **57**, 184 und **58**, 420, 1873; **60**, 129 und **62**, 201, 1874. — Reichel, Wiener med. Pr. 1898, S. 753. — Sommer, Zentralbl. f. Nervenheilk. **16** (1893).

III. Thalamus opticus.

Tektonisches.

Der Sehhügel im Verein mit dem Pulvinar bildet, wie oben geschildert, eine Schaltstation für schier alle sensiblen und sensorischen Leitungsbahnen (vgl. Luys, Monakow, Flechsig) und steht schon dadurch mit allen Sinnessphären, vielleicht überhaupt mit sämtlichen Stabkranzfeldern in Verbindung. Bezüglich der Sehleitung und der Hörleitung beschränkt sich dieser Zusammenhang allerdings auf das primäre Pulvinar, in welches sich der äußere Kniehöcker fortsetzt, und auf das an den inneren Kniehöcker anschließende sekundäre Pulvinar. Für die Riechleitung und speziell für die Schmeckleitung ist unsere Kenntnis über das Detail der Einschaltungsweise des Thalamus noch

mangelhaft; geradezu unbekannt ist die etwaige thalamo-corticale Fortsetzung der aufsteigenden Vestibularisleitung. Am reichsten, aber auch am besten bekannt sind die Verbindungen mit der Zentralzone (s. oben). — Andererseits fehlt es nicht an absteigenden Corticalbahnen zum Thalamus; solche gehen sowohl aus dem Rindenfelde der Extremitäten wie aus jenem der motorischen Hirnnerven, speziell des Facialis, hervor, jedoch auch aus der ganzen frontalen Abteilung der Zentralzone.

Direkte Abfuhrbahnen aus dem Thalamus durch die Haube nach dem Rückenmark erscheinen nicht sichergestellt. Hingegen sind kurze absteigende Systeme nach dem roten Kern, dem Ursprungsort des rubrospinalen Systems, dann nach der *Formatio reticularis*, der Ursprungsstätte von drei absteigenden Spinalsystemen, nachgewiesen, endlich Systeme nach gewissen Hirnnervenkernen, speziell zum Facialiskern (psychoreflektorische Bahn nach Borst) — nach Probst gelangt auch ein System zum vorderen Paare der Vierhügel. Vielleicht geht auch die absteigende zentrale Haubenbahn zur *Oliva inferior* aus dem Sehhügel hervor.

Funktionelles.

A. Sensibilität.

Nach der tektonischen Stellung des Thalamus ist es begreiflich, daß seine Zerstörung beim Affen (Ferrier, 1875, Ferrier u. Turner), wie beim Menschen (H. Jackson) Minderung oder Verlust der Sensibilität auf der Gegenseite bedingt, bei Hund und Katze nur vorübergehende Störung des Tast- und Muskelsinnes auf der Gegenseite (Sellier u. Verger, Lo Monaco, Probst); bei Mitbetroffenwerden des Pulvinars und des äußeren Kniehöckers besteht Ausfall der Gesichtsfeldhälften der Gegenseite. Als pathologische Reizerscheinung kommen sogenannte zentrale Schmerzen vor, sowie Hyperästhesie auf der gekreuzten Seite (Edinger). — Nach umschriebener experimenteller Verletzung am Hunde ist ein ähnlicher Defekt in der Sensibilität des Bewegungsapparates zu beobachten wie nach Verletzung der motorischen Region: nämlich Belassen der Beine in abnormer Stellung (Nothnagel, Fournié). Es kommt hierin die Einschaltung des Thalamus in die Bahn des sogen. Muskelsinnes zum Ausdruck (Meynert). Ähnliches gilt wohl von den Gleichgewichtsstörungen, welche Bechterew an Frosch, Taube und Hund nach Verletzung der Wand des dritten Ventrikels beobachtete.

B. Motilität und Thermik.

Weniger die Effekte künstlicher Reizung, als vielmehr die Läsionswirkungen weisen darauf hin, daß dem Sehhügel motorische Funktionen, speziell eine Beziehung zu den automatischen und emotiven Bewegungen zukommt (bereits von Longet, Saucerotte u. Serres, Schiff vermutet). Allgemeine Bewegungen durch elektrische und mechanische Reizung des Thalamus erzielten zuerst Lussana, sowie Albertoni u. Michieli (nur von den tieferen Schichten aus); Lussana erklärte sogar den Thalamus geradezu als das Bewegungszentrum für die obere Extremität der Gegenseite. Balogh (bezüglich Kaubewegung am Kaninchen — ebenso später Trapeznikow), Bechterew und Ziehen erhoben den gleichen Befund für den mechanischen

wie den faradischen Reiz, doch vermutet Ziehen als Anlaß dafür eine Mitreizung der inneren Kapsel. Am Kaninchen erhielt Christiani bei Reizung nahe den Vierhügeln und dem Boden des dritten Ventrikels beschleunigte Inspiration und Inspirationstetanus; Bechterew u. Mislawsky (vgl. auch Simbriger, Prus) erzielten vom vorderen Teile des Thalamus aus Beschleunigung der Atmung, Verlangsamung der Herztätigkeit und Facialiskrampf auf der Gegenseite, vom hinteren Teile aus Schreien und Nystagmus. Von Ott und W. Field wurden Hemmungseffekte an den Sphinkteren sowie bezüglich der Darmperistaltik beschrieben. Hingegen blieben die Reizversuche von Ferrier (fast ausnahmslos), von Carville u. Duret, Johannsen, Beevor u. Horsley — ähnlich wie die älteren von Flourens und Longet — negativ.

Läsionsversuche ergaben am Hunde zuerst Bellen, dann choreatische Konvulsionen, welche bis zu zwei Tagen anhielten (Bechterew, Ziehen), und verminderte Kraft der Bewegung (H. Jackson am Menschen, Lo Monaco am Hunde). Speziell bedingt Verletzung des caudalen Abschnittes des Thalamus bzw. der Umgebung des roten Kernes Konkavkrümmung der Wirbelsäule, Abweichen des Kopfes und mehrstündige Kreisbewegungen nach der verletzten Seite hin, jedoch keine Lähmungen (Magendie, Probst, Lewandowsky). Auch beim Menschen wurde mehrfach halbseitige Athetose (unwillkürliche träge, aber geordnete Bewegungen) und Chorea (ausfahrende Bewegungen) bei Herden in der *Regio thalamica* beobachtet; nach Bonhoeffer, Pineles, Muratoff, Sander, Touche, Adler handelt es sich bei den choreatischen Bewegungen um Effekte einer pathologischen Reizung des Bindearms, welche nach Monakow erst auf dem Wege des Reflexes die motorische Region in Erregung versetzt. Gleichfalls aus klinischen Beobachtungen wurde von Barlow, Nothnagel, Rosenbach, Kiritzew, Bechterew, Brissaud, Edinger, Anton, Probst, Prus, Kirchhoff eine Beteiligung des Thalamus an automatischen Bewegungen, besonders an Affektäußerungen erschlossen (Anton für Anregung zur Bewegung). Speziell findet sich bei isolierter Zerstörung des Sehhügels gekreuzte Facialislähmung für die Mimik des Lachens und Weinens bei Fortbestehen der willkürlichen Sonderinnervation der Gesichtsmuskeln. Nach Bechterew soll auch die Sprachleitung teilweise in Verbindung stehen mit dem Sehhügel — thalamisches Artikulationszentrum nach Bechterew u. Iwanoff. Nach A. Pick geht die Bahn des Kitzelreflexes durch den Thalamus und Linsenkern. Dem Sehhügel wurde auch ein Einfluß auf die Harnentleerung zugeschrieben (Hutchinson, Rezek, Engelhardt, Marburg, Ott, W. Field); Bechterew u. Mislawsky (vgl. auch Eckhard) konstatierten speziell, daß nach Sehhügelzerstörungen die reflektorische Blasenentleerung durch Ischiadicusreizung schwerer auslösbar ist. Auch Beziehungen zur Gefäßinnervation (Schiff, Lussana, Sinkler, Affanasieff, Bechterew — Hilarewski contra) und ein Einfluß auf die Sekretionsprozesse (Bechterew) wurden behauptet. — Speziell für den Frosch vermutet Steiner ein accessorisches Inspirationszentrum im Thalamus, welches dem accessorischen Exspirationszentrum im Mittelhirn das Gleichgewicht hält. Der Sehhügel besitzt beim Frosch auch einen Einfluß auf die Hautfarbe bzw. auf den Zustand der Chromatophoren (Steiner, S. 29, 79, 80), desgleichen auf den Zustand der Skelettmuskeln, deren Dehnungskurve bei intakten Sehhügeln und Labyrinthen einen besonderen Charakter (als sog. Tonuskurve)

aufweist. Nach doppelseitiger Zerstörung je eines dieser Organe fällt diese auf Grund sensibler Erregungen reflektorisch erfolgende Beeinflussung fort, es tritt die sog. Leichenkurve in Erscheinung (Emanuel).

Von besonderem Interesse ist die Beteiligung des *Thalamus opticus* neben dem *Corpus striatum* an der Innervation für Regulierung und Bildung der Wärme. Nach Ott, welcher sechs thermotaktische Hirnzentren unterscheidet (unter anderen eines im *Tuber cinereum* — 1894), Girard, H. White, Sakowitsch, Tangl bewirkt Einstich in den vorderen Teil des Sehhügels beim Kaninchen eine Steigerung der Körpertemperatur im Mittel von 1,39° C und etwa 40stündiger Dauer. Für den Menschen liegen analoge klinische Erfahrungen vor (Ott, H. White — Naunyn und Tscheschichin schließen daraus auf ein die Wärmeproduktion hemmendes Zentrum im Thalamus).

Albertoni u. Michieli, Lo sperim. 1876. — Anton, Wien. klin. Wochenschr. 1893, S. 859. — Balogh, Sitzungsber. d. ungar. Akad. d. Wiss. 1876. — Barlow, Brit. med. Journ. 1877 (2). — Bayerthal, Neurol. Zentralbl., Nr. 12, 13. — Bechterew, Pflügers Arch. **31**, 479, 1883; Virchows Arch. **110**, 102 u. 322, 1887; Neurol. Zentralbl. 1894, S. 584; Neurol. Wiest. 1895, p. 63. — Bechterew u. Mislawsky, Neurol. Zentralbl. 1888, S. 505. — Castellino, Wien. med. Wochenschr. 1895, S. 1395. — Christiani, Zentralbl. f. med. Wiss. 1880, Nr. 15. — Edinger, Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. **1**, 262, 1891. — G. Emanuel, Pflügers Arch. **99**, 363, 1902. — Engel, Philad. Med. News 1890, p. 681. — Ferrier u. Turner, Philos. Trans. **189** (1897). — Fournié, Rech. expérim., Paris 1873. — Hilarewski, Petersburg. Naturforsch. Ges. 1876. — Homburger, Neurol. Zentralbl. 1903, S. 199. — H. Jackson, London Hosp. Rep. **8** (1875). — Johannsen, D. J., Dorpat 1885. — Kirchhoff, Arch. f. Psychiat. **35**, 814, 1902. — Kiritzew, Med. Oborz. 1891, Nr. 4, Ref. Neurol. Zentralbl. 1891, S. 310. — Lewandowsky, Leitungsbahnen, Jena 1904, S. 96, 127, 137. Anm. — Lo Monaco, Arch. ital. de biol. 1898, p. 199 u. Moleschotts Unters. **17**, 179, 1901. — Lussana, Sugli offici del Cervello, dei talami ottici, dei peduncoli cerebrali e del cerveletto. Milano 1873. — Mann (Tekton.), British Med. Journ. 1904, Nr. 2302. — Monakow, Gehirnpathologie, 2. Aufl., Wien 1904. — Nothnagel, Zeitschr. f. klin. Med. **16**, 424, 1889. — Oppenheim, Lehrb. d. N. Kr. H., 4. Aufl., 1904. — Ott, Zentralbl. f. med. Wiss. 1885, S. 755; Journ. of nerv. dis. 1887, p. 152; Therap. Gaz. Detroit 1887, p. 592; Brain **11**, 433, 1889; The medical Bull. 1894. — Peyrani, Contrib. allo studio delle funzioni del talamo ottico. Parma 1887. — A. Pick, Wien. klin. Wochenschr. 1903, S. 369. — Probst, Monatsschr. f. Psychiat. 1899, S. 387 u. 721; Deutsch. Zeitschr. f. N. H. K. 1899, S. 141; Wien. klin. Wochenschr. 1902, S. 932. — Prus, Wien. klin. Wochenschr. 1899, S. 1199. — Rosenbach, Neurol. Zentralbl. 1886, S. 241. — Schukowski (Atmung), Arb. a. d. Inst. Bechterew, St. Petersburg 1898. — Sellier u. Verger, Compt. rend. soc. biol. 1898, p. 522; ebenda 1903, p. 485; Arch. de physiol. 1898, p. 706. — Simbriger, Zur Physiol. u. Pathol. des Zentralnervensystems mit bes. Berücks. d. Sehhügel u. d. Hemmungsfunktion. Wien 1896. — Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystem. I. Das Gehirn des Frosches, Braunschweig 1885. — Tangl, Pflügers Arch. **61**, 559, 1895. — H. White, Brit. med. Journ. 1889 u. 1891; Journ. of Physiol. **11**, 1, 1890; Lancet 1894 (2).

IV. Die Vierhügel und die Kniehöcker.

Tektonisches.

Es sei zunächst erinnert an die partielle Beziehung der aufsteigenden Sehleitung zum vorderen Paare der Vierhügel, der aufsteigenden Hörleitung zu ebendiesem wie zum hinteren Paare, der Hauptschleife zum hinteren und des aufsteigenden ventrolateralen Vorderseitenstrangrestes zum vorderen

Paare. Andererseits erhält das vordere Paar der Vierhügel eine absteigende Leitung aus dem präzentralen, dem occipitalen, vielleicht auch aus dem temporalen Blickzentrum — nach Probst auch ein System aus dem Thalamus. Der Ursprung und Verlauf der Systeme, welche aus dem vorderen Paare der Vierhügel nach den Augenmuskelkernen und in den Fissurenstrang des Rückenmarks sowie nach der Brücke absteigen, wurde oben geschildert. Schon diese Einschaltungsweise deutet darauf hin, daß die Vierhügel Augen- und Kopfbewegungen vermitteln, speziell auf Gesichts-, Gehörs- und Tasteindrücke hin: es stehen hierfür sowohl corticale wie subcorticale Leitungsbögen zur Verfügung. — Bezüglich der Einschaltung der Kniehöcker in Seh- und Hörleitung genüge der Hinweis auf das oben Bemerkte.

Funktionelles.

Schon am *Lobus opticus* der Fische, des Frosches und der Vögel wurde als Effekt schwacher Reizung ein Weiterwerden der Pupillen beobachtet (Ferrier, Knoll), bei starker Reizung treten Bewegungen auf der Gegenseite ein, schließlich klonische Krämpfe (E. Weber, Flourens, Ferrier, Bechterew — auch Herzstillstand, Wilson). Am Säugetier — Affe, Katze, Hund, Kaninchen — wurde vom vorderen Paar der Vierhügel aus in der Mittellinie mehr vorn Pupillendilatation, Hebung der Lider und der Augen, mehr hinten Pupillenkontraktion und Konvergenz, bei Reizung seitlich Wendung von Kopf und Augen nach der Gegenseite erhalten (Ferrier, Bechterew, Katschanowski, Adamük, Beaunis, Prus[1]), auch Nystagmus und Beschleunigung der Atmung (Ziehen). Starke Reizung macht Bewegungen und tetanische Krämpfe (Ferrier, Ziehen), auf Reizung des hinteren Paares tritt Phonation ein (Ferrier, Ziehen und andere). Bechterew und Onodi schlossen daraus auf das Bestehen eines Stimmbildungszentrums oder hinteren Lautzentrums — bzw. für Adduktion der Stimmbänder — in dieser Region. Einseitige Läsion desselben bleibt ohne Effekt, während doppelseitige eine Lähmung beider Stimmbänder hervorruft[2]). In analoger Weise wurde die Annahme einer Beziehung der Vierhügel zu den Atembewegungen, speziell eines Inspirationszentrums daselbst (N. Martin für den Frosch), bzw. eines Hemmungszentrums für die Exspiration (am Hunde Nicolaides, Mavrakis und Dontas) aufgestellt; allerdings erfolgen auch nach Durchschneidung jener Region noch spontane Atembewegungen (Eckhard, Steiner, S. 80, 117, 128).

Die Läsionsversuche am Affen (Bernheimer) erweisen, daß auch außerhalb des Vierhügelgraus oculomotorische Bahnen verlaufen (vgl. den anatomi-

[1]) Der Bewegungseffekt an den Augen ist beim Hunde im Gegensatze zum Kaninchen in der Regel, aber nicht immer ein assoziierter (Knoll); nach einem Sagittalschnitt in der Mittellinie reagiert nur noch der Bulbus der gereizten Seite. — [2]) Ein Lautzentrum in den Vierhügeln selbst wird von Klemperer und Grabower bestritten. Letzterer fand ein solches erst etwa 14 mm hinter dem hinteren Paar der Vierhügel — zusammenfallend mit dem vorderen Teile des motorischen Vaguskerns. Auch Onodi bestimmte dessen Lokalisation zwischen 12 mm hinter dem hinteren Paar der Vierhügel und dem Vaguskern. — Am Affen fand Sherrington (Proc. Roy. Soc. 60, 1896) die Vokalisation erhalten nach vollständiger Querdurchtrennung hinter dem vorderen Paare der Vierhügel, hingegen verschwunden nach Anlegung des Schnittes hinter dem hinteren Paare.

schen Befund einer direkten peduncularen Bahn aus dem präzentralen und occipitalen Blickzentrum, oben). Auch nach Abtragung des vorderen Paares der Vierhügel erfolgen nämlich spontan, wie auf Reizung der Sehstrahlung unter dem *Gyrus angularis*, Augenbewegungen. Eine Störung des Seh- und Hörvermögens wird durch die Exstirpation der Vierhügel beim Affen — im Gegensatz zur Zerstörung des *Lobus opticus* bei den Fischen, Amphibien und Vögeln — nicht herbeigeführt (Ferrier u. Turner). — Klinische Beobachtungen am Menschen (Henschen, Monakow, Darkschewitsch, Basevi — entgegen Ruel) bewiesen, daß isolierte Zerstörung des vorderen Paares der Vierhügel — vermutlich unter Mitläsion der Oculomotoriuskerne — nur die Augenbewegungen, nicht aber zugleich das Sehvermögen schädigt. Doppelseitige Oculomotoriuslähmung und unsicheren, taumelnden Gang bei Ungestörtbleiben der oberen Extremitäten bezeichnet Nothnagel geradezu als charakteristisch für Vierhügelerkrankung.

Die Vierhügel erscheinen demnach an der Vermittelung der Gesichtsempfindungen nicht beteiligt — im Gegensatz zum äußeren Kniehöcker, dessen Zerstörung Ausfall der gekreuzten Gesichtsfeldhälften bedingt. Die dorsale Hälfte des *Corpus geniculatum laterale* wurde — analog der oberen Lippe der *Fissura calcarina* — als den oberen Netzhautquadranten zugehörend erkannt, die basale Hälfte, bzw. untere Lippe den unteren Netzhautquadranten (Henschen). — Bei den Fischen, Amphibien und Vögeln ist das Reagieren auf Lichteindrücke an die *Lobi optici* geknüpft (Stefani, Bechterew, Darkschewitsch); nach Münzer und Wiener bedingt einseitige Zerstörung nicht völlige Blindheit des kontralateralen Auges (entgegen Flourens).

In den *Lobi optici* des Frosches hatte Setschenow (ähnlich später Fano für die Schildkröte) ein tonisch wirksames Hemmungszentrum [1]) vermutet, da nach Hemisection unterhalb derselben eine Steigerung der Reflexerregbarkeit auf der Gegenseite eintritt, während Reizung der *Lobi optici* oder des darunter angelegten Querschnittes mit Galle, Kochsalz, Elektrizität die Reflexe herabsetzt; ebenso gibt Thalamusreizung Herzstillstand. Durchschneidung oberhalb der *Lobi optici* sollte hingegen eine Reflexdepression bewirken. Doch zeigte Langendorff, daß bei Vermeidung von Quetschung die Abtrennung des Großhirns überhaupt eine Steigerung der Reflextätigkeit mit sich bringt, gleichgültig, ob sie im Zwischenhirn oder im Mittelhirn erfolgt. Für die Verlegung des cerebralen Hemmungstonus in ein besonderes Zentrum in der Vierhügelregion liegt also kein Beweis vor.

Adamük, Zentralbl. f. med. Wiss. 1870, S. 177; Arch. f. Ophthalmol. **18**, 153, 1872. — Basevi, Ann. di Ottalmol. **18**, 520, 1890. — Beaunis, Compt. rend. soc. biol. 1888, p. 112. — Bechterew, Pflügers Arch. **33**, 413, 1884; Neurol. Zentralblatt 1894, S. 706. — Bernheimer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1899, S. 229; Wien. klin. Wochenschr. 1899, S. 1310. — Darkschewitsch, Russ. med. Rundsch. 1887, S. 907. — Fano, Arch. ital. de biol. **3**, 465, 1883. — Ferrier u. Turner, Brain **24**, 27, 1900. — Grabower, Arch. f. Laryngol. 1897, S. 42. — Jappelli, Ist. fisiol. Napoli 1898. — Katschanowski, Med. J. B., Wien 1885, S. 445. — Knoll, Eckhards Beitr. **4**, 3; Sitzungsber. d. Wien. Akad. **94** (3), 239, 1886. — Langendorff, Arch. f. Physiol. 1877, S. 96 u. 435. — Lesage, Compt. rend. soc. biol. 1902,

[1]) Albertoni verlegte dasselbe bei der Kröte in den Sehhügel, da dessen mechanische Reizung ebenso wie jene der *Lobi optici* den Umklammerungsreflex hemmt (Arch. ital. de biol. **9**, 19, 1887).

p. 333, 335. — Manouélian (*Lob. opticus*), Compt. rend. soc. biol. 1899, p. 863. — Münzer u. Wiener, Monatsschr. f. Psychiat. 3, 402, 1898. — Nicolaides (ebenso Mavrakis u. Dontas), Int. Physiologenkongreß, Brüssel 1904. — Nothnagel, Brain 1889, July. — Onodi, Arch. f. Laryngol. 9, 331, 1899; 14 (1), 1903; Die Anatomie und Physiol. der Kehlkopfnerven. Berlin 1902. — Prus, Wien. klin. Wochenschr. 1899, S. 112 u. 1311. — Ch. Ruel, Physiol. et Pathol. des tubercules quadrijumeaux. Thèse, Genève 1890. — Setschenow, Physiol. Studien. Berlin 1863; Mém. Acad. Pétersbourg 20, 357; Über die elekt. u. mech. Reizung der Rückenmarksnerven. Berlin 1868; (mit Paschutin) Neue Versuche. Berlin 1865; Pflügers Arch. 27, 524, 1882. — Sorgo, Neurol. Zentralbl. 1902, Nr. 15 bis 17. — Stefani, Riv. clinica 1880. — Wernicke (Mensch, Vierhügelerkrankung Beschränkung der assoz. Hebung), Arch. f. Physiol. 1877, S. 619. — Wilson, Journ. of Physiol. 11, 504, 1890.

Achtes Kapitel.

Kleinhirn.

I. Tektonisches.

Die Rinde des Wurmes und der Hemisphären, sowie die Kerne des Kleinhirns sind durch die drei Kleinhirnstiele, den Bindearm, den Brückenarm und den Strickkörper, mit der Sehhügelregion und dem Großhirn, mit dem Brückengrau und zahlreichen Kernen des Hirnstammes, sowie mit dem Rückenmark in beiderlei Richtung verbunden. Als graue Massen, welche in doppeltem Sinne Zwischenstationen für die Kleinhirnbahnen darstellen, seien gleich hier genannt: der rote Kern der Haube (vorwiegend Abfuhrstation via Bindearm), die Brückenkerne und vielleicht die Kerne der *Formatio reticularis*, ferner die untere Olive und der Seitenstrangkern, sowie das Vestibularendkernlager. Die Zuleitung von Großhirnimpulsen (nach Bruns speziell aus der Rumpfregion) erfolgt anscheinend bereits durch Vermittelung des roten Kernes und des Bindearmes, sicher aber noch mehr durch das Brückengrau, zu dem die Zentralzone die medialen oder Arnoldschen Bündel, die Hörsphäre die lateralen oder Türkschen Bündel entsendet, vermutlich auch durch die *Formatio reticularis* und durch die untere Olive, welch letztere aus den subcorticalen Ganglien die zentrale Haubenbahn empfängt. Auch die Verbindung des Kleinhirns mit dem Rückenmark ist eine vielfältige. Die spinalen Zufuhrbahnen jeder Kleinhirnhälfte stammen zum Teil indirekt aus beiden Hintersträngen, nämlich aus deren Kernen via Strickkörper, zum größeren Teil verlaufen sie direkt aus der hinteren Abteilung des Vorderseitenstranges der gleichen Seite via Strickkörper und Bindearmkappe und auch aus der vorderen Abteilung via Bindearmkappe und Strickkörper, endlich indirekt aus dem Vorderseitenstrang, nämlich durch Vermittelung des Seitenstrangkernes. Es ist somit eine Rückenmarkshälfte vorwiegend mit der gleichnamigen Kleinhirnhälfte verbunden.

Direkte Abfuhrbahnen nach der Großhirnrinde und nach dem Rückenmark scheint das Kleinhirn nicht zu besitzen, doch ist es reich an indirekten (Ferrier u. Turner, Russell, Mott, Münzer u. Wiener, Pellizzi, Keller, Probst, Lewandowsky — gegenüber Marchi, Biedl und anderen). Durch den Bindearm, welcher wesentlich von der Rinde und den Kernen des Kleinhirns zum roten Kern bzw. zum Sehhügel und Linsenkern leitet, wirkt das

Kleinhirn auf die Zentralzone, speziell auf die Extremitätenregion. Der rote Kern, die *Formatio reticularis*, vielleicht auch die Brückenkerne und der Seitenstrangkern können cerebellare Impulse nach dem Rückenmark vermitteln; speziell kommt diese Funktion dem Endkernlager des *Nervus vestibularis* zu.

Die enge topographische wie tektonische Beziehung zum statischen Labyrinthorgan macht geradezu das Hauptcharakteristikum des Kleinhirns aus. Die Funktionen des Kleinhirns und jene der Vestibularleitung sind schon beim Reizversuch, noch mehr beim Läsionsexperiment in mehrfacher Hinsicht überhaupt kaum zu trennen. Das Kernlager, in welches der *Nervus vestibularis* einstrahlt, zieht sich wie ein graues Blatt vom Boden des vierten Ventrikels an der medialen Fläche der unteren und mittleren Kleinhirnstiele bis nahe an den Unterwurm empor, zudem reicht es mit je einem absteigenden Fortsatz bis in die Höhe der Hinterstrangkerne herab (Wyruboff, Biehl, Tschermak). Operationen in der ganzen bezeichneten Region ziehen daher sehr leicht die Vestibulariskerne in Mitleidenschaft. Dieselben erscheinen vom Kleinhirn, speziell vom Unterwurm beherrscht, empfangen aber auch Zufuhrbahnen aus der *Formatio reticularis*, die vielleicht aus den Großhirnganglien stammen (Keller und Tschermak); neben der Zuleitung aus dem Labyrinth besteht eine indirekte aus den Hintersträngen durch Seitenzweige der Hinterstrangkern-Kleinhirnfasern (Tschermak, R. y Cajal). Die gemeinsame Endstätte aller dieser Bahnen, die Vestibulariskerne, entsenden durch das hintere Längsbündel beider Seiten je ein Fasersystem, welches einerseits nach den Augenmuskelkernen aufsteigt, andererseits in den Fissurenstrang des Rückenmarks hinabgelangt. Ein drittes System läuft hauptsächlich aus dem Deitersschen Kern in die Intermediärzone des Vorderseitenstranges der gleichen Seite. Somit erscheinen vorwiegend die Vorderwurzelzellen der gleichen, aber auch jene der gekreuzten Seite von je einer Kleinhirnhälfte, bzw. vom Labyrinth und von den Vestibulariskernen beherrscht, während die motorische Beziehung des Großhirns zum Rückenmark vorwiegend eine gekreuzte ist. — Andererseits sendet das Vestibularkernlager auch umgekehrt aufsteigende Fasern nach dem Kleinhirn.

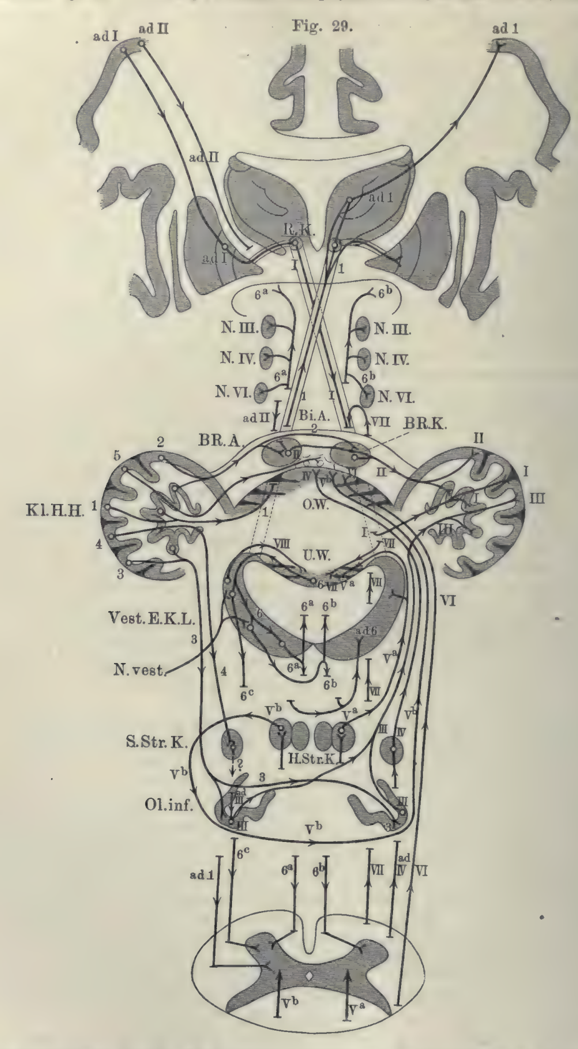
Die genannten zuführenden und abführenden Leitungsbahnen stehen ebenso wie jene des Großhirns nur zu bestimmten Teilen der Kleinhirnrinde in Beziehung, wenn auch ihre oft relativ ausgedehnten Rindenfelder teilweise übereinander fallen. Auch sei — bei dem nachstehenden Schema aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht angedeutet — nachdrücklich betont, daß viele Bahnen im Marke des Wurmes eine teilweise Kreuzung erfahren (entdeckt von Foville, 1823; Thomas). Der Kleinhirnoberfläche kommt zweifellos eine tektonische Gliederung zu, wenn sich auch die einzelnen Bezirke, wenigstens nach unseren heutigen Kenntnissen, nicht scharf voneinander abgrenzen lassen. Auch die Markscheidenentwickelung deckt eine Felderung der Kleinhirnrinde auf, wobei Oberwurm und Flocke Primordialgebiete (Bruce), der *Lobus semilunaris superior* das Terminalgebiet darstellt. Ebenso bestehen tektonische Differenzen nach Art jener zwischen den Stabkranzfeldern und den Binnenfeldern der Großhirnrinde (Flechsig, 1904, S. 214). Über eine etwaige histologische Gliederung der Kleinhirnrinde ist noch nichts bekannt.

Es sei ein Schema der Kleinhirnbahnen (vgl. Fig. 29) gegeben, dem einige kurze Detailbemerkungen mit Literaturhinweisen folgen.

Adamkiewicz, Neurol. Zentralbl. 1904, S. 546. — Albertoni u. Michieli, Lo sperim. **37**, 136, 1876. — Amabilino (Gowerstract), Jahresber. f. Neur. 1900, S. 52. — Anton, Wiener klin. Wochenschr. 1903, S. 1349. — Auerbach (K. H. S. Str.), Virchows Arch. **124**, 149, 1891. — Baginsky, Biol. Zentralbl. **2**, 758, und Arch. f. Physiol. 1881, S. 560. — Balogh, Sitzungsber. d. ungar. Akad. **7** (1876). — Banchi (Tekt.), Arch. di anat. **2** (1903). — Barbacci (K. H. S. Str.), Zentralbl. f. Pathol. 1891, Nr. 9. — Basilewsky, Neurol. Zentralbl. 1896, S. 1101. — Batten, Brain **26**, 7, 1903. — Bechterew, St. Petersb. med. Wochenschr. 1882, Nr. 6; Pflügers Arch. **33**, 413, 1884; **34**, 362, 1884; (Bi. A.) Neurol. Zentralbl. 1885, Nr. 6, 15; (Bi. A.) Arch. f. Anat. 1888, S. 124; Neurol. Zentralbl. 1890, S. 354 (vgl. Gowers, ebenda, S. 194) und Arch. f. Physiol. 1896, S. 105; Leitungsbahnen, Leipzig 1894, S. 135. — Bianchi, Riv. sperim. **8**, 436, 1882. — Biedl, Wiener klin. Wochenschr. 1894, Nr. 46; Neurol. Zentralbl. 1895, Nr. 10, 11. — Biehl, Sitzungsber. d. Wien. Akad. **109** (3), 324, 1900. — Bouillaud, Arch. gén. de méd. **15** (1827); Compt. rend. **77**, 159, 1873; ebenda **92**, 388, 1029, 1881. — Borgherini, Riv. sperim. 1888, 1891 u. Arch. ital. de biol. 1892, p. 64 (mit Gallerani). — Boutan, Compt. rend. **134**, 1447, 1902. — Brosset, Contrib. à l'étude des connexions du cervelet. Thèse, Lyon 1891. — Bruce, Proc. Roy. Soc. of Edinbourgh **17**, 26, 1888; (zuführ. Kl. H. B.) Brain **27**, 374, 1898; (Myelogenese) Brain **18** (1895). — Bruns, Berl. klin. Wochenschr. 1900, Nr. 25; Neurol. Zentralbl. 1902, S. 561; Arch. f. Psychiat. **26**, 299, 1894; Wiener klin. Rundsch. 1896, S. 835. — Budge, Unters. über d. Nervensystem **1** (1841). — Curschmann, Beitr. z. Physiol. d. Kleinhirnschenkel, Gießen 1868, und Arch. f. klin. Med. **12**, 356, 1873. — Dalton, Am. Journ. Med. Sc. 1861, p. 83. — Darkschewitsch u. Freud, Neurol. Zentralbl. 1886, S. 121. — Deiters, Untersuchungen 1865, S. 265. — Ducceschi u. Sergi, Arch. di fisiol. **1**, 233, 1904. — Dupuy, Compt. rend. soc. biol. 1887, p. 636, und Vol. Jubil. soc. biol. 1899. — Dydynski (Gowerstract), Neurol. Zentralbl. 1903, S. 898. — Eckhard, Hermanns Handb. d. Physiol. **2**, 2, Kap. 4, 1879. — Edinger, Neurol. Zentralbl. 1899, S. 914 (dir. sens. Kl. H. B.) und Arch. f. mikr. Anat. 1901, S. 661. — Fasola, Riv. sperim. 1889. — Ferrier, Functions of the brain, 1. Ed. 1876, 2. Ed. 1886; Brain 1894, p. 1; Arch. ital. de biol. **23**, 217, 1895 und (mit Turner) Proc. Roy. Soc. **54**, 476, 1894 und Philos. Trans. **185**B, 719, 1894. — E. D. Fisher, Loomis' Labor. **2**, 102, 1892. — Flatau (K. H. S. Str.), Zeitschr. f. klin. Med. **33**, 55, 1897. — Flourens, Rech. exp., Mém. de l'acad. d. sc. 1822, 2. Ed., Paris 1842. — Forel (Bindearm), Naturf. Vers. 1881. — Fraser (Vest. K. S.), Journ. of Physiol. **27**, 373, 1901. — Friedländer, Neurol. Zentralbl. 1898, S. 353. — van Gehuchten, (Gowerstract) Nevraxe **3**, 159, 1901; (Hinterstrangkern Kl. H. B.) ebenda **4**, 39, 1902; **5**, 1903. — Gudden (Bindearm), Ges. Abh. Wiesbaden 1889, S. 185. — Gowers, Lehrb. d. Nervenkrankh., Übers. von Grube, 1892. — Grünwald, (Anat. d. K. H. Arme), Obersteiners Arb. **10**, 1902. — Hadden u. Sherrington (Gowerstract), Brain **8**. — H. Held (Bindearm), Arch. f. Anat. 1893, S. 435; (Vest. K. S.) Neurol. Zentralbl. 1890, S. 481; Arch. f. Anat. 1891, S. 271 u. 1893, S. 201; Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. **18**, Nr. 6, 1892. — Hein. Hertwig, Exp. quaedam de effectibus laesionum in partibus encephali singularibus, Berlin, Feister u. Eisesdorff, D. J. 1826. — Hitzig, G. A. **1**, Nr. 19, 386 bis 393, 1874. — Hoche (Gowerstract) Arch. f. Psychiat. **28**. — R. Hunt (Gowerstract), Publ. Cornell Univ. New York **1**, 19, 1904. — Keller, Arch. f. Anat. 1891, S. 177. — Klimoff (Kl. H. B. b. Kaninchen), Arch. f. Anat. 1892, S. 11. — Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Ak. **94** (3), 1886. — Kölliker, Handb. d. Gewebelehre, 6. Aufl., **2** (1896). — Kohnstamm, Pflügers Arch. **89**, 240, 1902. — Laborde, Compt. rend. soc. biol. 1890, p. 40 und 1891, p. 287, u. Bull. soc. anthrop. 1890, p. 635. — Lange, Pflügers Arch. **50**, 615, 1891 (cf. J. Loeb, ebenda, S. 66). — Lewandowsky, Zentralbl. f. Physiol. 1901, S. 225; Arch. f. Physiol. 1903, S. 129; Journ. f. Psychol. und Neurol. 1903, H. 1; Leitungsbahnen 1904, S. 86 bis 89, 94, 98 bis 102 (aufsteig. Kl. H. B.), 103 bis 107 (absteig. Kl. H. B.). — Lloyd, Journ. of Physiol. **25**, 191, 1899. — Loewenthal (Gowerstract), Rev. méd. de la Suisse Romande 1885, p. 511, und

Int. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1893. — Loewenthal u. Horsley, Proc. Roy. Soc. 1897, p. 20. — Longet, Anat. et physiol. du syst. nerv. 1842, Paris, und

Fig. 29.



Traité de physiol. 3, 374, Paris 1873. — Lussana, Journ. de physiol. 5, 418, 1862; Sugli offici del cervello, dei talami ottici, dei peduncoli cerebrali e del cerveletto, Milano 1873; (mit Lemoigne) Arch. de physiol. 1877; Fisio-Patol. del cerveletto,

Padova 1885 (auch Arch. ital. de biol. 1886, p. 145). — Luciani, Atti di Accad. Firenze 1882; Linee gen. della fisol. del cerveletto. Publ. del R. Ist., Firenze 1884; Das Kleinhirn, Firenze 1891, deutsche Übers. Leipzig 1893; Arch. ital. de biol. **21**, 190, 1894, u. Biolog. Zentralbl. **15**, 355, 1895; Ricente studii. Riv. sperim. 1895. — Magendie, Journ. de physiol. **4**, 399, 1825. — Mahaim (Bindearm), Mém. de l'acad. belg. **13**, 6, 1894. — L. Mann, Monatsschr. f. Psychiat. **12** (1902) und **15**, 409, 1904. — Marchi, Riv. sperim. 1886, p. 50, 1887, p. 446, 1891, p. 357; Sull origine e decorso dei peduncoli cerebellari, Firenze 1891; Riv. sperim. und Riv. di patol. 1896, Nr. 9. — P. Marie u. Guillain, Compt. rend. soc. biol. 1903, p. 37. — Mendelssohn, Art. Cervelet, Dict. de physiol. par Richet **3**, 57—72, 1898. — Merzbacher, Pflügers Arch. **96**, 572, 1903. — Mingazzini (Brückenarm),

Schema der Leitungsbahnen des Kleinhirns.

Zu Fig. 29.

Cerebellofugale:

1. **Kleinhirn-Bindearm-Rotkern-Sehhügel- und Linsenkernbahn,**
   (ad 1 einerseits aufwärts nach den Zentralwindungen, andererseits via Rotkern in den Vorderseitenstrang des R. M. als *tractus rubrospinalis.*)
2. **Kleinhirn-Brückenbahn.**
3. **Kleinhirn-Olivenbahn** via *Corpus restif.*
4. **Kleinhirn-Seitenstrangkernbahn** via *Corpus restif.*
5. **Kleinhirn-Formatio reticularis-bahn.**
6. **Kleinhirn-Vestibularkernbahn,**
   6a, 6b aus den Vestibularkernen ins hintere Längsbündel derselben und der Gegenseite — aufsteigend nach den Augenmuskelkernen, absteigend in den Fissurenstrang des R. M.
   6c, *Tractus vestibulospinalis* aus dem Deitersschen Kern ungekreuzt in den Vorderseitenstrang des R. M.
   (ad 6 Systeme aus dem Großhirn (?) zum Vestibularkernlager.)

Cerebellopetale:

I. **Bindearm-Kleinhirnbahn** aus dem Rotkern.
ad I. Anschlußbahn aus den Zentralwindungen via Linsenkern.

II. **Brücken-Kleinhirnbahn.**
ad II. Anschlußbahn aus der Zentralregion zu den Brückenkernen.

III. **Oliven-Kleinhirnbahn** via *Corpus restif.*
ad III. Anschluß der zentralen Haubenbahn.

IV. **Seitenstrangkern-Kleinhirnbahn** via *Corpus restif.*
ad IV. Anschlußbahn aus dem Seitenstrang des R. M.

V. **Hinterstrangkern-Kleinhirnbahn** via *Corpus restif.*
Va ungekreuzt.
Vb gekreuzt.

VI. **Kleinhirnseitenstrangbahn** via *Corpus restif.*
(Dazu „aberrierte" Fasern aus dem Vorderseitenstrang.)

VII. **Vorderseitenstrang-Kleinhirnbahn** oder cerebellarer Gowers-Tract.
(Dazu „aberrierte" Fasern aus der Kleinhirnseitenstrangbahn.)

VIII. **Vestibularkern-Kleinhirnbahn,** aufsteigend zum Dachkern, Kugelkern und Unterwurm.

Abkürzungen:

R. K.	Roter Kern.	O. W.	Oberwurm.
N. III.	*Nucleus nervi tertii seu oculomotorii.*	U. W.	Unterwurm.
Br. A.	Brückenarm.	Vest. E. K. L.	Vestibularis-Endkernlager.
Br. K.	Brückenkerne.	S. Str. K.	Seitenstrangkern.
Bi. A.	Bindearm.	H. Str. K.	Hinterstrangkerne.
N. vest.	*Nervus vestibuli.*	*Ol. inf.*	*Oliva inferior.*
Kl. H. H.	Kleinhirnhemisphäre.		

Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. **8**, 266, 1891; Neurol. Zentralbl. 1895, Nr. 10, 11; Arch. per l. sc. med. 1890. — Weir Mitchell, Am. Journ. of Med. Sc. 1869, p. 320. — Monakow (Bi. A. u. Br. A.), Haubenregion, 1895, und Arch. f. Psychiat. **27**, 386, 1895; vgl. auch ebenda **14**, 1, 1883. — F. W. Mott (zuführende Kl. H. B.), Brain 1895, p. 1; Monatsschr. f. Psychiat. **1**, 104, 1897. — Münzer u. Wiener, Prag. med. Wochenschr. 1895, Nr. 14. — Nothnagel, Zentralbl. f. med. Wiss. 1876, S. 387, und Virchows Arch. **68**, 33, 1876. — Orestano (Kl. H. B.), Riv. di patol. 1901. p. 49. — Pagano, Riv. di patol. 1902, p. 145; Internat. Physiologenkongreß Brüssel 1904. — H. Patrick (Gowerstract), Journ. of nerv. dis. **21**, 85, 1896; Arch. f. Psychiat. **25**, 831. — Pellizzi, Riv. sperim. 1895, p. 162; (Gowerstract) Arch. ital. de biol. **22**, 89 und **24**. — Pineles, Obersteiners Arb. **6** (1898). — Prévost, De la déviation conjuguée, Paris 1868, u. Travaux de l'inst. Genève **2** (1900). — Probst,

D. Zeitschr. f. Nervenheilkunde 15, 212, 1899; Jahrb. f. Psychiat. 1901, S. 181; (Bindearm, Vest. K. S.), Arch. f. Psychiat. 33, 1, 1900 u. 35, 692, 1903; Monatsschrift f. Psychiat. 8, 261, 1900 und 11, 10, 1902. — Prus, Poln. Arch. de biol. 1, 1, 1901. — Quensel (Gowerstract), Neurol. Zentralbl. 1898, S. 935. — R. y Cajal, Ann. de la Soc. esp. de Hist. natural 1894; *Medulla oblongata*, Leipzig 1896. — Rolando, Saggio sopra la vera struttura del cervello e sopra le funzioni del sistema nervoso, 1. Ed. Sassari 1809, 2. Ed., Torino 1828. — Rossolimo (Gowerstract), Neurol. Zentralbl. 1898, S. 935. — Rothmann, Neurol. Zentralbl. 1890, S. 69; Arch. f. Physiol. 1902, S. 154. — Russell, Proc. Roy. Soc. 55, 57, 1894; ebenda 56, 303 (mit Campbell); Philos. Trans. 1894, p. 109; 1895, p. 633 und 188 B, 103, 1897; Journ. of Physiol. 17, 1 und 378, 1894; Brit. med. Journ. 1894, 22. Septb., 1895, p. 1079; Brain 20, 409, 1897; Dubl. Journ. of med. sc. 1899, p. 27. — Schiff, Lehrbuch 1858; Lezioni di Fis. sperim., Firenze 1873, und Pflügers Arch. 32, 472, 1883. — Schtscherbak, Neurol. Zentralbl. 1900, S. 1090. — Schwahn, Eckhards Beitr. 8, 149, 1879 und 9, 193, 1881. — Sergi, Il Policlinico 8, 1, 1902; Riv. sperim. 29, 125, 1903. — Sherrington, Proc. Roy. Soc. 60 (1896), und Schäfers Text-Book 2, 893—911, 1900 (eine ausgezeichnete Darstellung). — Sherrington u. Laslett (Kl. H. S. Str. B.), Journ. of Physiol. 1903, p. 188. — Söldner (Gowerstract), Neurol. Zentralbl. 1897, S. 310. — Soury, Le système nerveux, Paris 1899. — Stefani, Fisiologia del cerveletto, Ferrara 1877; Fisiologia del encefalo 1890; Arch. ital. de biol. 1898, p. 235. — Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems, 1. Abt., S. 44, 1885; 2. Abt., S. 52, 1888. — Szigéthy, Sitzungsber. d. ungar. Akad. 5 (1887). — Teljatnik, Neurol. Zentralbl. 1897, S. 527. — Thomas, Compt. rend. soc. biol. 1895, p. 844; 1896, p. 171, 582; 1897, p. 36 u. 88; 1898, p. 688; 1899, p. 690; Le cervelet, Paris 1897; Journ. de physiol. 1899, p. 185. — Tooth (Gowers Tract.), Brain 15, 397, 1892. — Vejas, Arch. f. Psychiat. 12, 1885; 16, 200, 1888. — Wallenberg, Anat. Anz. 1898, S. 353; Neurol. Zentralbl. 1899, S. 829. — Werziloff, Neurol. Zentralbl. 18, 328. — Winter (Gowerstract), Arch. f. Psychiat. 35, 430. — Wlassak, Arch. f. Physiol., Suppl., 1887, S. 107. — Wyruboff (Vest. K. S.), Neurol. Zentralbl. 1901, S. 434.

Bemerkungen.

A. Cerebellofugale Bahnen.

1. Die Kleinhirn-Bindearmbahn entspringt aus dem *Nucleus dentatus*, vielleicht auch aus den übrigen Kleinhirnkernen, nach Bechterew (1888) und R. y Cajal (1894) auch aus der Rinde der Hemisphäre und der Wurmhälfte (Lewandowsky, S. 105 contra). Sie kreuzt mit den Bindearmen vollständig und endet teils im roten Kern, teils im Sehhügel, von wo aus das Endsystem nach den Zentralwindungen aufsteigt (vgl. Leitungsbahnen des Großhirns unter Nr. IV). Nach Orestano gelangen auch Kleinhirnfasern durch die Haubenstrahlung und die Linsenkernschlinge in den Linsenkern, nicht aber direkt nach der Großhirnrinde (für letzteres auch Thomas, Probst, Lewandowsky). — Anderseits schließt sich das kreuzende, absteigende System aus dem roten Kern an (Held und andere — vgl. oben), wodurch eine indirekte Ausfuhrbahn des Kleinhirns nach dem contralateralen Vorderseitenstrang des Rückenmarks geschaffen ist.

2. Die Kleinhirn-Brückenbahn entspringt aus der Kleinhirnhemisphäre, sowie aus dem *Nucleus dentatus* und endigt an den Brückenkernen vorwiegend der Gegenseite (R. y Cajal, Bechterew, Mingazzini).

3. Die Kleinhirn-Olivenbahn entspringt anscheinend aus der Kleinhirnhemisphäre wie aus dem *Nucleus dentatus* und gelangt durch das *Corpus restiforme* zur unteren Olive vorwiegend der Gegenseite (unter anderen Ferrier u. Turner, Biedl, Orestano, Keller).

4. Die Kleinhirn-Seitenstrangkernbahn via Strickkörper wurde von Thomas und Probst angegeben (Lewandowsky contra). Ob aus dem Seitenstrangkern ein absteigendes Spinalsystem entspringt, ist noch nicht festgestellt.

5. Die Kleinhirn-*Formatio reticularis*-Bahn entspringt wohl aus der Kleinhirnhemisphäre und gelangt mit dem Brückenarm teilweise kreuzend in die

Haube bzw. in die *Formatio reticularis* (Monakow, Marchi, Probst, Orestano; nach Lewandowsky gelangen Fasern auch um die Pyramiden herum zum Raphenkern, ferner ein Bündel durch den Bindearm kreuzend speziell zum *Nucl. retic. tegmenti pontis*). Aus jener steigen drei Spinalsysteme ab, welche zugleich indirekte Ausfuhrbahnen des Kleinhirns nach den beiden Vordersträngen und nach dem Seitenstrang der Gegenseite darstellen (vgl. oben).

6. Die Kleinhirn-Vestibularkernbahn. Von der Kleinhirnrinde, speziell vom Unterwurm steigt ein System zum Vestibularendkernlager ab (Ferrier u. Turner, Thomas, Teljatnik, Lewandowsky; ein Teil kreuzt nach dem kontralateralen — Russell, Keller); dasselbe empfängt andererseits die Endverzweigungen des *Nervus vestibularis*, Zweige aus den Hinterstrangkern-Kleinhirnbahnen und ein gekreuztes wie ungekreuztes System aus den höheren Abschnitten des Hirnstammes (aus dem Großhirn? — Keller u. Tschermak). Nach Bechterew (1888) gelangt ferner ein System aus dem Vestibularishauptkern durch den Bindearm zur Brücke und kreuzt daselbst; Lewandowsky (1904, S. 103) beschreibt ferner den *Tract. uncinatus* als aus dem Dachkern entspringend, gekreuzt um den Bindearm herum in dessen Grau sowie im Bechterewschen Kern endigend. — Aus dem Vestibularkernlager steigt hinwiederum ein System nach dem Kleinhirn auf (Nr. VIII). Ferner entsendet speziell der Vestibularishauptkern je ein System in das hintere Längsbündel beiderseits. Die aufsteigenden Äste desselben sind bis zu den Augenmuskelkernen zu verfolgen (Held, Thomas, Probst, Fraser, Lewandowsky). (Über eine Großhirnbahn des Vestibularis ist noch nichts bekannt.) Die absteigenden Äste reichen bis in den Fissurenstrang des Halsmarkes hinab. Aus dem Deitersschen Kern gelangt der *Tractus vestibulospinalis* in den gleichnamigen Vorderseitenstrang des Rückenmarkes (Deiters, Held, Kölliker [2, 271], R. y Cajal, Monakow, Thomas, Bruce, Probst, R. E. Lloyd, Fraser, Kohnstamm[1]). — Nach Thomas (1899) und Probst (1899) steigt bei der Katze eine geringe Anzahl direkter Kleinhirnfasern durch das Vestibularkernlager hindurch in das Rückenmark hinab; nach Orestano gelangen solche in das hintere Längsbündel. Die Angaben von Marchi und Biedl über direkte Kleinhirn-Rückenmarkssysteme waren irrtümlich und beruhten auf Mitverletzung des Vestibularkernlagers (Ferrier u. Turner, Münzer u. Wiener, Russell, Tschermak, Keller, Probst).

B. Cerebellopetale Bahnen.

I. Die Bindearm-Kleinhirnbahn (Forel, Gudden, Vejas, Held, Monakow, R. y Cajal, Mingazzini, Mahaim, Probst, Orestano — Lewandowsky contra) entspringt aus dem roten Kern, zu welchem nach Déjerine die Rindenlinsenkernbahn absteigt, und endigt im *Nucleus dentatus*, vielleicht auch in der Kleinhirnhemisphäre.

II. Die Brücken-Kleinhirnbahn (Gudden, Monakow, Thomas, van Gehuchten, Lewandowsky) entspringt aus den Brückenkernen, vorwiegend der Gegenseite. Zu denselben gelangen die mediale Großhirnrindenbrückenbahn oder die Arnoldschen Bündel aus der Zentralzone und die Türkschen Bündel aus der Hörsphäre.

III. Die Oliven-Kleinhirnbahn gelangt aus beiden Oliven durch den Strickkörper zum *Nucleus dentatus* und zum Oberwurm (Meynert, Kölliker, Schultze, Keller, Lewandowsky — nach Bechterew, Ceni mit dem Kleinhirn-Bindearmsystem zusammenhängend). Die Oliven empfangen vom Großhirn, vielleicht aus dem Sehhügel, die zentrale Haubenbahn (Bechterew u. Flechsig); es endigen an ihnen auch Seitenzweige aus der Hauptschleife, aus dem ventrolateralen Vorderseitenstrangrest sowie aus den Pyramiden.

IV. Die Seitenstrangkern-Kleinhirnbahn bildet den Anschluß an aufsteigende Fasern aus dem Vorderseitenstrang und endigt wohl im Oberwurm (Bechterew, Probst, Lewandowsky).

---

[1]) Vgl. A. Tschermak, Arch. f. Anat. 1898, speziell S. 373 bis 378. — Keller, l. c. S. 237 bis 241 (Schema der Vestibularleitung).

V. Die Hinterstrangkern-Kleinhirnbahnen[1]). Einerseits läuft aus den Endkernen der Hinterstränge ein starkes ungekreuztes, dorsales System durch den Strickkörper nach dem Unterwurm (Edinger, Darkschewitsch u. Freud, Bechterew, Blumenau, Ferrier u. Turner, Cramer, Tschermak, van Gehuchten), anderseits ein kreuzendes, ventrales nach dem Oberwurm (Edinger, Flechsig, Schtscherbak — Lewandowsky bestreitet überhaupt eine Verbindung der Hinterstrangkerne mit dem Kleinhirn).

VI. Die Kleinhirnseitenstrangbahn (Foville, Flechsig) entspringt aus der Clarkeschen Säule der oberen Rückenmarksabschnitte, ebenso aus den analog gelegenen Zellen der tieferen Partien (Stilling, Mott, Auerbach, Barbacci, Marguliès, Rothmann, Sherrington und Laslet, Flatau), gelangt in den Strickkörper (nur eine kleine Zahl aberrierender Fasern schließt sich der Bahn VII an, H. Patrick). Die meisten Fasern ziehen, begleitet von einer kleinen Menge „aberrierender" Fasern aus dem ventralateralen Vorderseitenstrangrest (Tschermak, 1898, S. 379 bis 380, 385 bis 386), nach dem dorsalen und dem proximoventralen Teil des Wurmes (Bruce, Edinger, Patrick) bzw. nach dessen vorderer Hälfte (Lewandowsky).

VII. Die Vorderseitenstrang-Kleinhirnbahn (Gowers tract, nach Lewandowsky, S. 100, gleichfalls aus der Clarkeschen Säule entspringend) zieht im wesentlichen, zunächst vereint mit den nach dem vorderen Paare der Vierhügel und nach dem Sehhügel laufenden Vorderseitenstrangsystemen bis in die Höhe des Trigeminusaustrittes empor; ein Teil endigt schon im Seitenstrangkern (Wallenberg, Thomas, Lewandowsky). Die Fasern biegen dann lateraldorsalwärts und gelangen rückläufig durch die Kappe des Bindearms nach der Kleinhirnrinde, speziell nach dem Unterwurm (Loewenthal, Auerbach, Tooth, Mott, H. Patrick, Pellizzi, Tschermak, S. 380 bis 384, van Gehuchten) und zwar nach der hinteren Hälfte (Lewandowsky).

VIII. Die Vestibularkern-Kleinhirnbahn gelangt durch die mediale Abteilung des unteren Kleinhirnstieles bzw. durch die sog. direkte sensorische Kleinhirnbahn Edingers in den Dachkern und Unterwurm.

II. Funktionelles.

A. Reizung.

Die Kleinhirnoberfläche hat sich, allerdings nur an bestimmten Stellen, als reizbar erwiesen. Als erster erhielt Prévost (1868) Wendung beider Augen nach derselben Seite. Gleiches konstatierte Ferrier an Hund und Katze (1873), sowie Affe und Taube (1876); zu der konjugierten Wendung, Senkung oder Hebung der Augen mit Verengerung der Pupillen kann sich Wendung des Kopfes und Bewegung der Extremitäten derselben Seite gesellen. Die genannten Effekte wurden nur vom Oberwurm und vom hinteren oberen Teile der Kleinhirnhemisphäre aus erhalten. — Auch Hitzig (1874) erzielte bisweilen bei mechanischer oder elektrischer Reizung der Flocke am Kaninchen Augenbewegungen. Auch von anderen Stellen der Kleinhirnoberfläche, speziell von der Furche seitlich des Wurmes, sind Augenbewegungen zu erhalten (Hitzig — bestätigt durch mechanische, chemische, elektrische Reizung von Szigéthy, Knoll, Werziloff). Läßt man Kälte auf das Kleinhirn einwirken, so treten, allerdings nicht so konstant wie nach Einbringen eines Eisstückchens in die knöcherne Flockenkapsel (Wirkung auf das Labyrinth?), Zwangsbewegungen nach der Gegenseite und Wendung der Augen nach derselben Seite ein. — Ähnlich lauten die Versuchsergebnisse von Dupuy und

[1]) Vgl. Tschermak, Arch. f. Anat. 1898, S. 291 ff., speziell S. 353 bis 355.

Nothnagel (Reizung durch Nadelstiche, speziell rasch vorübergehende Konkavkrümmung der Wirbelsäule nach der Gegenseite), Balogh (Augenbewegung), Boutan, Lewandowsky (1903, S. 150). Der Letztgenannte erhielt am Hunde auch bei elektrischer Reizung seitlich vom Wurm Konkavbiegung der Wirbelsäule nach der Gegenseite. Ein Gleiches sahen Albertoni und Michieli bei Reizung eines Bindearmes; Reizung beider erzeugte Opisthotonus. — Prus und Pagano vermochten in der Kleinhirnrinde bestimmte Zentren für die Bewegung einzelner Muskelgruppen derselben Körperhälfte abzugrenzen, und zwar folgen in der vorderen Wurmhälfte von vorne nach hinten Reizstellen für die Augen, für den Nacken, für die vordere Extremität, für das Hinterbein. Nach Pagano sind diese Wirkungen durch die kontralaterale Großhirnhemisphäre vermittelt, sie fallen nach deren Abtragung aus.

Andererseits gelingt es, von der Kleinhirnrinde aus eine bestehende tonische Muskelkontraktion cerebralen Ursprungs, z. B. die tonische Starre gewisser Muskeln nach Enthirnung („decerebrate rigidity" nach Sherrington), zu hemmen. Auch dieser Effekt betrifft vorwiegend die gleichnamige Körperhälfte (Sherrington an Affe, Katze, Kaninchen; Loewenthal und Horsley am Hunde).

B. Läsion.

Die Läsionsexperimente sind speziell am Kleinhirn relativ roh zu nennen, und zwar wegen der teilweise schweren Zugänglichkeit und der Kleinheit des Organs, vor allem aber wegen des geringen gegenseitigen Abstandes der Rinde, der Kerne und der zahlreichen Leitungen im Mark und in den Schenkeln. Wir gewinnen auf diesem Wege zwar ein anschauliches Gesamtbild der Ausfallserscheinungen und ein indirektes Urteil über die Summe der Kleinhirnfunktionen, vermögen jedoch über deren Verteilung und Lokalisierung kaum etwas auszusagen. Ja, auf Grund der Läsionsergebnisse wurde das Kleinhirn nicht selten als in allen seinen Teilen gleichwertig, also einer funktionellen Gliederung überhaupt entbehrend bezeichnet, obwohl die tektonischen Verhältnisse zweifellos auf eine solche hinweisen.

Die totale Abtragung des Kleinhirns, wie sie zuerst von du Verney[1]) (1697), dann von Rolando (1809), Magendie (1821), Flourens (1822), Lussana und Lemoigne (seit 1851), Luciani (seit 1882) und anderen Forschern ausgeführt wurde, bedingt am Säugetier, z. B. Hund, Affe, zunächst spastische Zwangshaltung des Stammes, mit Zurückbeugen des Kopfes (Opisthotonus), sowie der Extremitäten, zumal der vorderen, welche tonisch gestreckt und abduziert sind. Man könnte diesen Zustand als „decerebellate rigidity" bezeichnen, analog der „decerebrate rigidity" nach Sherrington. Aufrechtstehen und Ortsveränderung sind zunächst unmöglich, zeitweilig steigert sich der Extensionstonus zu allgemeinen tonischen und klonischen Krämpfen. Auch Nystagmus und Schielen, sowie Erbrechen ist zu beobachten. Bald jedoch vermag das kleinhirnlose Tier breitspurig zu sitzen und zu stehen — im Gegensatz zu dem Verhalten nach Abtragung bloß einer Kleinhirnhälfte. Auch die Lokomotion erfolgt dann auf stark abduzierten und extendierten Beinen (vgl. die Figuren bei Thomas

---

[1]) Zitiert nach Sherrington in Schäfers Text Book 2, 894.

und die Fußspurendiagramme bei Luciani), und zwar unter Schwanken und Zittern bei jedem willkürlichen Innervationsimpuls (Intentionstremor) und unter gestörter Koordination. Hingegen geht die Schwimmbewegung des Tieres in fast normaler Weise von statten (Magendie, Luciani). — Nach dem Abklingen der spastischen Erscheinungen erweist sich die Kraft der Muskelaktion besonders in den Motoren der Hinterbeine und der Wirbelsäule als erheblich vermindert (so bereits Rolando, Asthenie nach Luciani). Das gleiche gilt von der dauernden Spannung, dem Tonus gewisser Muskeln: es entwickelt sich nunmehr Hypotonie (Atonie nach Luciani) an Stelle der anfänglichen Hypertonie [1]), doch besteht keine eigentliche Lähmung (Luciani). Auch läßt die andauernde Muskelkontraktion, welche zum Bewahren einer bestimmten Haltung, beispielsweise des Kopfes, notwendig ist, zeitweilig nach, so daß eine charakteristische Unstetigkeit resultiert (Astasie der Muskelaktion nach Luciani). Auf derselben Grundlage, nämlich dem Mangel der Fusion der Kontraktionen, beruht auch der obengenannte Intentionstremor. Neben der Asthenie, welche nach Lewandowsky nur sekundär durch Ataxie bedingt ist, der Atonie und der Astasie der Muskelaktion besteht eine eigentliche sensorische Ataxie oder Unzweckmäßigkeit der Bewegungen (Lewandowsky, vgl. auch die Dysmetrie oder Maßlosigkeit der Bewegungen nach Luciani [2]). — Der Intentionstremor und eine gewisse Ungeschicklichkeit, ebenso die leichte Ermüdbarkeit (speziell Pagano) bleiben auch als charakteristische Restsymptome bestehen, während die anderen Störungen durch Kompensation [3]) mehr oder weniger schwinden. — Mitunter sind auch Ernährungsstörungen der Haut (Dystrophien nach Luciani) zu beobachten. Bezüglich der sensiblen und sensorischen Funktionen, sowie bezüglich des Intellekts wurde von Luciani u. a. kein Ausfall beobachtet. Lewandowsky hingegen beschreibt eine gewisse Stumpfheit der Hautsensibilität, speziell einen anfänglichen Ausfall der Berührungsreflexe (auf „Begreifen“ der Extremität, vgl. H. Munk, Hitzig oben), bei Erhaltenbleiben der Gemeinreflexe.

Noch auffallender als bei den Säugern sind die Folgen des Kleinhirnverlustes bei den Vögeln, deren relativ sehr stark entwickeltes Cerebellum ausschließlich dem Vermis der Säuger entspricht (Flourens, Longet, Schiff, Dalton, Renzi, Stefani, Luciani, Lange u. a.). Der Extensionsspasmus der Flügel und der Beine und die Zurückbeugung des Kopfes machen das Gehen, Stehen, Fliegen, ja auch die spontane Nahrungsaufnahme zunächst unmöglich. Gerade bei kleinhirnlosen Vögeln treten häufig anfallsweise all-

---

[1]) Hypertonie und Hypotonie zusammenfassend spricht Lewandowsky (Journ. f. Psychol. und Neurol. **1**, 72, 1902) von cerebellarer Dystonie, analog auch von cerebraler Dystonie (vgl. oben). Bezüglich des cerebellaren Tonus vgl. auch H. Munk, S. B. der Berliner Akad. 1903, Nr. 52. — [2]) Die Synergien der Muskeln sind ungestört: faradische Reizung der Großhirnrinde ruft dieselben koordinierten Bewegungseffekte hervor wie beim normalen Tier (Bianchi, 1883, Luciani). — [3]) Als Vermittler der Kompensation hat Luciani einerseits die Augen erwiesen, wie speziell Borgherini und Gallerani bestätigten, anderseits die Zentralregion der Großhirnrinde (vgl. Pagano). Lewandowsky bestätigte dies, sah jedoch auch nach deren Exstirpation noch eine recht erhebliche Kompensierung eintreten. In analoger Weise wurde die Ersatzleistung nach Zerstörung beider Labyrinthe auf die Hinterwurzeln, die Augen, die Zentralregionen zurückführt (Ewald, Bickel und Jakob, vgl. oben).

gemeine klonische und tonische Streckkrämpfe ein, welche bis zur völligen Erschöpfung des Tieres anhalten können; doch kehrt die Fähigkeit, zu stehen und zu fliegen, rasch wieder, das Gehen aber bleibt lange unsicher.

An den niedersten Wirbeltieren sind die Versuche von Abtragung des Kleinhirns meist ohne merkliche Folgen geblieben, so bei den Reptilien und Amphibien mit sehr reduziertem Cerebellum, aber auch bei den Fischen mit gut ausgebildetem Kleinhirn (Vulpian und Philipeaux, Loeb, Steiner). Budge sah den Frosch nach einseitiger Läsion beim Sitzen wie Springen nach der gleichnamigen Seite abweichen.

Zu ganz ähnlichen Erscheinungen wie die totale Abtragung, jedoch von viel kürzerer Dauer, führen mediane Verletzungen des Kleinhirns, wie Exstirpation oder Stichverletzung (Nothnagel, Baginsky) des Wurmes oder Durchtrennung desselben in der Mittellinie. Als Anfangssymptome werden beobachtet Extensionsspasmus („decerebellate rigidity"), dann zwangsweises Abweichen bei der Lokomotion, bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin (Luciani am Hunde und Affen[1]). — Nach Zerstörung des Wurmes kommt auch Rückwärtsbewegung[2]) beim Versuch zu gehen vor (Fodera 1823, Magendie 1825, Thomas, Lewandowsky).

Ungleich schwerer als nach medianen Verletzungen, ja selbst schwerer als nach totalem Kleinhirnverlust erscheinen wenigstens zu Anfang die Folgen, zu welchen die Abtragung einer Kleinhirnhemisphäre führt (Longet, Schiff). Die Asymmetrie der Innervationsstörungen, von welchen wesentlich die gleichnamige Körperhälfte betroffen ist, beherrscht hier das Bild. Zunächst besteht Bewegungslosigkeit infolge eines tonischen Spasmus der Muskulatur, hauptsächlich auf der operierten Seite. Das Tier liegt zwangsmäßig auf dieser Seite: nach dorthin ist die Wirbelsäule und der Nacken konkav gekrümmt (Pleurosthotonus), die gleichnamigen Extremitäten sind abduziert, beim Hunde gestreckt, beim Affen im Ellbogen und Knie gebeugt (Luciani, Ferrier und Turner); die Augen sind oft nach der Gegenseite abgelenkt und zeigen eventuell Nystagmus. Beim Versuch zu gehen oder zu stehen fällt das Tier nach der Seite der Verletzung, nicht selten rollt es dabei mehrere Male um seine Körperachse (Hitzig); die selbständige Nahrungsaufnahme ist anfangs unmöglich, mitunter besteht auch Polyurie und Glykosurie. Allmählich schwinden die Spasmen, es tritt Schwäche (Asthenie), besonders auf den Hinterbeinen hervor. Das Gehen erfolgt unter starkem Schwanken des Rumpfes und unter Abweichen nach der operierten Seite hin, was besonders bei Abschluß der Augen deutlich ist (Luciani). — Mit dem allmählichen Abklingen der Zwangshaltung und der Zwangsbewegungen wird eine Störung in der Regulierung der Bewegungen sehr deutlich: es besteht Ataxie. Nicht bloß die Erhaltung des Gleichgewichtes bzw. die Aufrechterhaltung des Rumpfes, sondern auch der Gebrauch der Extremitäten ist beeinträchtigt. Schon der Hund, noch mehr der Affe, benutzt die Extremitäten der operierten Seite selten zu isolierten Bewegungen oder wenigstens in ungeschickter Weise (Luciani). Die Gemeinschafts- oder Prinzipalbewegungen geschehen auf

[1]) Nach Schiff (1853 und 1883) sind Katzen und Meerschweinchen schon bald nach der Wurmzerstörung imstande, regelmäßig zu gehen und zu klettern. — [2]) Dieses Symptom ist neben spastischem, taumelndem Gang bereits an der Fledermaus nach Kleinhirnexstirpation zu beobachten (Merzbacher).

der Seite der Verletzung in ataktischer Weise, d. h. ausfahrend, schleudernd und so, daß die Pfoten häufig in abnorme Lagen gebracht und in diesen lange belassen werden (Hemiataxie nach Lewandowsky, Baginsky). Das bezügliche Verhalten des Tieres erinnert oberflächlich an jenes nach Läsion der motorischen Großhirnregion, auch besteht eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit der Kleinhirnataxie mit der Ataxie nach Durchtrennung der hinteren Spinalwurzeln oder bei Erkrankung der Hinterstränge (vgl. Bruns). — In den geschädigten Extremitäten besteht ein geringerer Widerstand gegen passive Bewegungen (Atonie, Hypotonie nach Luciani, Lewandowsky). Sehr charakteristisch ist ferner der dauernd sich erhaltende Intentionstremor bei jeder willkürlichen Bewegung (muskuläre Astasie nach Luciani). Mitunter tritt relativ frühzeitig Atrophie der geschädigten Muskeln ein. Die Reflexe erweisen sich auf der operierten Seite gesteigert (speziell Russell), die Sensibilität erscheint nach Angabe der meisten Beobachter ungestört, nur Lewandowsky beobachtete bisweilen eine Abstumpfung [1]).

Ganz analog sind die Erscheinungen nach unvollständiger Zerstörung einer Kleinhirnhemisphäre oder nach Abtragung der Hemisphäre mitsamt der angrenzenden Wurmhälfte. — Die zwangsmäßigen Rollbewegungen nach asymmetrischer Kleinhirnläsion können zum Stillstand gebracht werden, wenn der Defekt durch einen erneuten Eingriff zu einem symmetrischen umgewandelt wird, also die andere Kleinhirnhälfte abgetragen oder die Kleinhirnstiele der anderen Seite durchtrennt werden (Magendie u. a.).

Eine deutliche funktionelle Differenz zwischen Kleinhirnwurm und Kleinhirnhemisphäre ist durch das Läsionsexperiment nicht nachzuweisen. — Die Angabe Nothnagels, daß andauernde Zeichen gestörter Koordination nur bei Verletzung des Unterwurms, nicht so bei Läsion der Hemisphäre bestehen, wurde speziell von Luciani widerlegt. Doch ziehen gleich große Zerstörungen um so erheblichere Erscheinungen nach sich, je näher der Mittellinie sie angelegt sind (Lewandowsky). Thomas vermutet eine spezielle Beziehung des Wurmes zur unteren, der Hemisphäre zur oberen Körperhälfte. — Pagano fand seine Reizungslokalisation innerhalb des Wurms bei eng umschriebenen Verletzungen bestätigt. Speziell gelinge es durch Läsion in der vorderen Hälfte des Wurms eine auf die vordere Extremität beschränkte Störung zu erzeugen (Lewandowsky contra). Nach Exstirpation der Flocke lassen sich die Tiere das passive Hinlegen des Hinterleibes auf die Seite im Gegensatze zu normalen Tieren ruhig gefallen (Hitzig, 1874).

Ähnliche, zum Teil aber auch ganz charakteristische Folgen zieht die Verletzung oder Durchtrennung der einzelnen Kleinhirnstiele nach sich (Pourfour du Petit, 1710, Magendie, 1825). So führt Durchtrennung des Bindearms zu zwangsweiser Rollbewegung, welche nach der gesunden Seite gerichtet ist, wenn die Verletzung zentral von der Bindearmkreuzung erfolgt, hingegen nach der lädierten Seite, wenn die Verletzung nahe dem Kleinhirn geschieht (Longet, Lussana und Lemoigne). In letzterem Falle tritt auch Störung der Innervation der Extremitäten, speziell

---

[1]) Bereits oben wurde erwähnt, daß die Abtragung einer Kleinhirnhälfte die Empfänglichkeit der Großhirnrinde für künstliche Reize beeinflußt, die der gekreuzten Hemisphäre steigert, die der gleichnamigen herabsetzt (Russell, Luciani, Bianchi, Rothmann).

Intentionstremor, ein, Steigerung der Reflexe auf der gleichnamigen Körperhälfte, ferner Schwanken beim Gehen und Abweichen nach der Seite der Verletzung.

Nach Sektion eines Brückenarmes erfolgt gleichfalls Zwangsrollung, und zwar nach der verletzten Seite (Magendie, Schiff, Budge, Lussana, Curschmann, Nothnagel, Ferrier und Turner); seltener und ev. nur zu Anfang geschieht sie nach der Gegenseite — anscheinend dann, wenn die Brückenfasern mehr medial und vorn getroffen sind (Longet)[1]). Ferner besteht auf der verletzten Seite sehr starke Konkavkrümmung der Wirbelsäule und des Nackens, ferner Ataxie und Tremor der beim Hunde gestreckten, beim Affen gebeugten Extremitäten. Beim Versuch zu gehen kommt es zunächst zu kontinuierlichem, starkem Abweichen nach der operierten Seite, zur Manège- oder Kreisbewegung, ev. gar zur Uhrzeigerbewegung, bei welcher die Achse der Bewegung in den Körper des Tieres selbst fällt. Der Kopf erscheint zudem um seine Längsachse nach der Läsionsseite hin verdreht, so daß die Lidspalte dieser Seite erheblich tiefer steht als die andere; die Augen nehmen dabei die sehr charakteristische Hertwig-Magendiesche Schielstellung ein, d. h. sie sind zwar assoziiert nach der Gegenseite gewendet, stehen aber zugleich in Vertikaldivergenz[2]). Der Bulbus der verletzten Seite sieht nach unten und innen, jener der Gegenseite nach oben und außen (speziell studiert von Vulpian, Schwahn[3]), Laborde, Russell, 1894).

Durchtrennung des unteren Kleinhirnstieles, d. h. sowohl der Fasermasse des *Corpus restiforme* als der medial angelagerten Vestibulariskerne veranlaßt konkave Krümmung der Wirbelsäule und Rollbewegung nach der verletzten Seite, zu welcher spontan oder bei passivem Umlegen des Tieres auf die Gegenseite allgemeiner Streckklonus hinzutreten kann (Rolando, Magendie, Schiff, Budge, Schwahn, Curschmann, Ferrier und

---

[1]) Sergi (1903) kommt zu dem Schlusse, daß unvollständige Durchtrennung der Kleinhirnstiele der einen Seite Rotation nach eben dieser hin bedingt, vollständige Durchtrennung hingegen Zwangsrollung nach der gesunden Seite hervorruft. — [2]) Eine solche tritt reflektorisch, und zwar augenscheinlich durch Vermittelung des vestibularen Reflexbogens bei Fischen ein, wenn sie passiv in Seitenlage gebracht werden: das aufwärts gewendete Auge geht stark nach unten, das abwärts gewendete stark nach oben (J. Loeb, F. R. Lee, Tschermak). Für den Menschen ist das Bestehen einer analogen binocularen Innervationsweise schon bezüglich der vertikalen Fusionsbewegungen wahrscheinlich (Reddingius, Hofmann und Bielschowsky). Ein direkter Beweis liegt vor in einem Falle von Vertikaldivergenz bei pathologischer Läsion des mittleren Kleinhirnschenkels, welchen Hunnius beobachtete (Zur Symptomatologie der Brückenerkrankungen. Bonn 1881). — [3]) Schwahn gibt auch die ältere Literatur über experimentelle Erzeugung von Schielen durch Hirnläsionen: Verletzung des Kleinhirns (Schiff, Hitzig), des Flockenstiels (Hitzig), des Brückenarmes (Magendie, Schiff, Nothnagel), des verlängerten Markes (Magendie, Philipeaux und Vulpian, Bernard, Curschmann). Schwahn selbst erhielt bei Verletzung des Bindearmes, des *Corpus restiforme,* der Flocke und des Kleinhirns kein Schielen, speziell keine Vertikaldivergenz, wohl aber bei Verletzung des verlängerten Markes bis zur Brückenhöhe, d. h. wohl des Vestibularkernlagers und seiner Leitungen zu den Augenmuskelkernen. Bechterew erhielt Vertikaldivergenz bei Durchtrennung des unteren Kleinhirnstieles (1884), sowie bei Läsion der Gegend der *Oliva inferior.* (Pflügers Arch. **29**, 257, 1882). Vgl. auch Laborde (mit Duval und Graux), Gaz. méd. Paris 1877, Nr. 3 u. 5, 1878, p. 28, 632; Gaz. des hôp. 1877, p. 142; Journ. de l'anat. et de physiol. **16**, 65, 1880.

Turner, Biedl). In der Ruhe besteht Zwangslage des Tieres auf der Operationsseite (Curschmann), bei Gehversuchen tritt Schwanken und Fallen ebendahin, sowie Intentionstremor ein. Während bei Hund und Katze die Extremitäten der gleichnamigen Seite abduziert und extendiert gehalten werden, besteht beim Affen Flexion auf dieser, Extension auf der Gegenseite (Ferrier und Turner). — An einer Katze beobachtete Biedl (1894) nebst der Ataxie der Beine noch eine Koordinationsstörung in der Kopf- und Gaumenmuskulatur. — Nach vollständiger Durchtrennung des unteren Kleinhirnstieles (anscheinend nicht nach bloßer Durchtrennung der Fasermasse des *Corpus restiforme* — Schwahn), ebenso schon nach Stichverletzung der Vestibularkerne tritt ferner Wendung der Augen nach der Gegenseite und die früher beschriebene Hertwig-Magendiesche Schielstellung ein (Bechterew), welche — und zwar in entgegengesetztem Sinne — auch bei mechanischer Reizung des *Nervus vestibuli* zu beobachten ist (Biehl am Pferd). Innerhalb von zwei Wochen gleichen sich die Störungen allmählich aus [1]).

Nach Durchtrennung der Faserzüge zwischen Unterwurm und Vestibularkernen (unter Mitläsion von deren Längsbündelsystemen) besteht Neigung des Kopfes und Abweichen beim Gehen nach der operierten Seite, hingegen keine Rollbewegung; Zwangslage und Rollbewegungen treten jedoch auf, sobald der Reflexbogen zwischen Labyrinth und Rückenmark an irgend einer Stelle unterbrochen wird (Keller). Allerdings finden sich die eben genannten Symptome auch bei ausgedehnteren Kleinhirnläsionen ohne Verletzung der Vestibulariskerne.

Die pathologischen Kleinhirnläsionen am Menschen lassen bei langsamer Entwickelung ein Anfangsstadium stürmischer spastischer Symptome, wie es im akuten Tierexperiment so charakteristisch ist, nicht hervortreten; immerhin sind akute Fälle mit Zwangsrollung des Körpers, mit Zwangsbewegung des Kopfes und der Augen und tonischer Starre der Muskulatur bekannt (Magendie, H. Jackson, Curschmann). Meist jedoch tragen die cerebellaren Innervationsstörungen nur den Charakter von Ataxie und Parese (ev. mit frühzeitiger Muskelatrophie — Mann, Bruns), von Atonie und Astasie. Die unteren Extremitäten sind hiervon stärker betroffen als die oberen, bei einseitiger Läsion ganz vorwiegend die der gleichnamigen Seite. Spezielle Symptome sind Schwanken beim Stehen (Titubation — im allgemeinen ohne Steigerung bei Abschluß der Augen), breitspuriger, taumelnder Gang wie bei Trunkenheit [2]). Ferner Unstetigkeit (Intentionstremor) und Ataxie aller willkürlichen Muskelaktionen, ein Verhalten, welches an den Sprachwerkzeugen in Form der sog. skandierenden Sprache zum Ausdruck kommt. Mitunter besteht Ablenkung von Kopf und Augen nach der Gegenseite (doch kommt auch Wendung und Hebung des Kopfes nach der erkrankten Seite vor, Batten), Nystagmus und Schielen. Charakteristisch und diagnostisch bedeutsam ist dabei das Fehlen sensibel-sensorischer und psychischer Störungen, hingegen besteht häufig Schwindel, und zwar oft die Empfindung von Drehung des eigenen Körpers oder des Raumes nach ganz bestimmter Richtung (Aclaud

---

[1]) Beim Frosch genügt nach Läsion des unteren Kleinhirnstieles ein Hautreiz, um einen epileptischen Anfall auszulösen (Laborde). — [2]) Speziell erscheint dabei die Synergie zwischen Rumpf- und Beinbewegung gestört (Baginsky). — Bezüglich der Symptome bei Läsion des Bindearmes in der *Regio hypothalamica* s. oben.

und Ballance, Hitzig, Strümpell, Mann). — Beim Menschen ist ähnlich wie beim Tier eine sehr weitgehende Kompensation der cerebellaren Ausfallserscheinungen möglich. Dies lehren vor allem die sog. latenten Fälle von angeborener Minderentwickelung, ja von völligem Mangel des Kleinhirns, wie sie nach einem fast normalen Verhalten während des Lebens am Menschen, aber auch an Hunden und Katzen (Herringham, 1888, Stefani, 1898, Deganello und Spangaro, 1899), nicht ganz selten zur Beoachtung gelangen (am Menschen Hitzig, Luciani, Kap. 14, Neuburger und Edinger, Anton u. a.) Die Kompensation geschieht speziell durch aufmerksame Verwertung von Sinneseindrücken (Thomas); das angedeutete Intentionszittern und die leichte Ermüdbarkeit bilden dabei charakteristische Symptome (Dalton, Leven und Ollivier, Weir Mitchell).

C. Bedeutung der Läsionseffekte.

Die Folgen akuter Läsion des Kleinhirns wie seiner Stiele gestatten, allerdings nur bis zu einem gewissen Grade[1]), ein Anfangsstadium von Hyperdynamie[2]) mit Zwangshaltung und Zwangsbewegung (und zwar bei einseitiger Verletzung nach der gleichnamigen Seite), mit Tonussteigerung und spastischer Starre bestimmter Muskelgruppen vorwiegend auf derselben Seite — beim Hunde speziell der Strecker, beim Affen speziell der Beuger — und ein späteres Stadium von Hypodynamie[3]) zu unterscheiden, welches infolge der Ausbildung mannigfacher Kompensationseinrichtungen mehr oder weniger vollständig abklingt. Gewiß scheint es naheliegend, die Spasmen als Reizwirkungen aufzufassen, die von der Kleinhirnwunde ausgehen, die hypodynamen Zustände hingegen als Ausfallserscheinungen zu betrachten, wie dies speziell Luciani getan hat (Kap. III, XI, XII, XIII[4]). Doch spricht die relativ lange Dauer des hyperdynamen Zustandes entschieden gegen eine solche Anschauung[5]); noch deutlicher erhellt dies daraus, daß die Effekte künstlicher Reizung des Kleinhirns und der Vestibularisleitung, speziell auch die Haltungen und Bewegungen während oder unmittelbar nach der Ausführung des Schnittes oder Stiches (Budge, Lussana, Schiff, Nothnagel, Lewandowsky) gerade entgegengesetzte Richtung zeigen (Sherrington, Lewandowsky, Probst). So veranlaßt direkte Kleinhirnreizung Wendung von Kopf und Augen nach derselben

[1]) Luciani selbst bezeichnet die Unterscheidung von drei getrennten Perioden: der Periode der Reizerscheinungen, der Ausfallsphänomene und der dystrophischen Folgezustände, ev. noch der Kompensations- und der Degenerationserscheinungen als ein logisches Kunstmittel (speziell IX. Kap., S. 111). — [2]) Es sei gestattet, diesen von F. B. Hofmann für die verschiedenen Zustände des Herzens, speziell für die neurogenen—vagotonischen, in übertragenem Sinne hier anzuwenden. — [3]) Mit dieser Bezeichnung soll das Bestehen einer eigentlichen Ataxie (mit ev. exzessiven Bewegungen) keineswegs verkannt sein. — [4]) Schon das zeitliche Verhältnis der hyperdynamen und der hypodynamen Erscheinungen, abgesehen von anderen Momenten, gestattet nicht, die ersteren Symptome dahin zu deuten (Vulpian u. a.), daß die Schwäche gewisser Muskelgruppen zu gesteigerter Tätigkeit anderer, sozusagen zu einer übermäßigen Kompensation führe. — [5]) Als besonders charakteristische Beispiele führt Lewandowsky (1903, S. 147) an, daß ein Hund selbst sieben Monate nach Abtragung des Kleinhirns noch Neigung zu Zwangshaltung und Zwangsbewegung nach der operierten Seite zeigte, ein anderer noch zwei Monate nach Exstirpation des Wurmes zwangsmäßige Rückwärtsbewegung.

Seite, Läsion eine solche nach der Gegenseite; die umgekehrten Folgen hat Reizung bzw. Läsion der oculomotorischen Großhirnzentren (Prévost). Auch stellen die Erscheinungen im zweiten Stadium nicht einfach das paralytische Gegenstück zu den vermeintlich irritativen Symptomen des ersten Stadiums dar. Bei dem erwiesenen Vorkommen cerebellarer Hemmungswirkungen (Sherrington, Horsley und Loewenthal) erscheint es vielmehr zulässig, in jener „decerebellate rigidity“ [1]), ähnlich wie in der „decerebrate rigidity“, eine Ausfallserscheinung zu vermuten, nämlich die Folge des Wegfalls einer tonischen Hemmungsfunktion [2]). Der Zustand der subcerebellaren Neurone weicht nach ihrer künstlichen „Isolierung“ anfangs besonders stark nach der entgegengesetzten Richtung ab (Hypertonie, erhöhte Neigung zu tonischer Erregung). Allerdings ist zuzugeben, daß die Grundlagen sowohl der primären hyperdynamen als auch der sekundären hypodynamen Ausfallseffekte noch nicht erschöpfend geklärt erscheinen [3]).

III. Gesamtfunktion des Kleinhirns.

Die Vorstellungen über die Gesamtfunktion des Kleinhirns haben im Laufe der Zeit sehr gewechselt. Allerdings wurde seine hohe Bedeutung für die Motilität, und zwar nicht bloß für die Erhaltung des Körpergleichgewichtes, sondern auch für die Koordination der Bewegungen überhaupt schon von Flourens, Magendie, Bouillaud erkannt [4]).

Ähnlich wie bezüglich der senso-motorischen Zentralzone des Großhirns wurde einerseits, so speziell von Lussana und Carpenter, die sensible Seite jenes Problems behandelt. Die cerebellare Verknüpfung sensibler Erregungen, welche aus dem Rückenmark, speziell etwa aus den sensiblen Nerven des Bewegungsapparates, desgleichen aus dem Labyrinth stammen, schafft die Grundlage für die Präzision und Koordination der Bewegungen. — Von Hitzig wird das Kleinhirn — speziell auf Grund der Analyse der Schwindelerscheinungen — in einem mehr direkten Sinne als ein Organ des Muskelsinnes betrachtet. Es fasse die Fülle jener unbewußten Einzeleindrücke zu Erregungen zusammen, welche schließlich zu relativ einfachen psychophysischen Vorgängen im Großhirn führen [5]). Das Kleinhirn erscheint nach Hitzig als ein indirekter Vermittler von Lage- und Bewegungs-

[1]) Dieselbe tritt zunächst in ganz analoger Form auf wie die decerebrate rigidity — nämlich in Form von Opisthotonus, Zurückbiegung des Nackens, Extension der Extremitäten — nach Exstirpation des Kleinhirns, Mediandurchtrennung des Wurmes oder Durchtrennung beider Bindearme und Brückenarme (Sherrington, 1896). — [2]) Hitzig (1874, G. A. I, Nr. 19, S. 392) erörterte die Auffassung, daß die Zwangsbewegung nach der verletzten Seite eine Reaktion zur Aufrechthaltung des subjektiv, nämlich durch Schwindel, gestörten Gleichgewichts sei. — [3]) Man vergleiche damit nach Sherrington (Schäfers Text-Book 2, p. 907) die anfängliche paralytische Hypersekretion und den späteren hypodynamen Zustand von Drüsen, deren sympathisches Binnennervensystem des Zusammenhanges mit den nervösen Zentralorganen beraubt wurde. — [4]) Vgl. die historischen Übersichten bei Luciani (Kap. XV bis XVII), Thomas (1897), Lewandowsky (1903). — [5]) Hitzig sieht die Rolle des Kleinhirns darin, daß es im Verein mit den ihm beigeordneten subcorticalen Ganglien „zur Bildung (unbewußter) Vorstellungen niederer Ordnung befähigt ist, und daß es diese Vorstellungen dem Großhirn als ein Ganzes (als Vorprodukt der bewußten Vorstellungen) übermittelt“. Der Schwindel 1898, speziell S. 46; G. A. II, S. 603).

vorstellungen; allerdings nicht als der ausschließliche Vermittler, da bei Kleinhirndefekten am Menschen die Lage- und Bewegungsvorstellungen nicht aufgehoben sind. Zugleich aber vermag das Kleinhirn jene Eindrücke selbständig für Antwortbewegungen zu verwerten.

Lewandowsky läßt bei seiner Bezeichnung des Kleinhirns als eines zweiten Organes des Muskelsinnes — neben der Zentralzone — die Frage nach einer Beteiligung des Kleinhirns an den Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen (Goldscheider) unentschieden (Ducceschi u. Sergi negativ), nähert sich aber speziell bezüglich der Hautsensibilität der Hitzigschen Auffassung. Jedenfalls beeinflussen die sensiblen Eindrücke des gesamten Bewegungsapparates, der sog. Muskelsinn im weiteren Sinne, die Bewegung noch auf einem anderen Wege als durch Verarbeitung zur bewußten Vorstellung (Lewandowsky, Sherrington).

Nach Manns Annahme (Ähnliches bereits bei Bruns, Strümpell) gelangen vom Kleinhirn durch den Bindearm unbewußte „Innervationsmerkmale“ nach der motorischen Region der Großhirnrinde. Diese Nachrichten über die jeweiligen Spannungs- und Innervationsverhältnisse der Muskulatur sind notwendig für die Ausführung präziser, geordneter Bewegungen; ihr Ausfall bewirkt Ataxie, jedoch ohne Sensibilitätsstörungen. Die angenommene Tätigkeit des Kleinhirns geschieht überhaupt unbewußt, ohne psychische Begleiterscheinungen, nur in ihren physischen Grundlagen und Wirkungen schließt sie sich dem sog. Muskelsinne s. str. an. Die zentripetale Koordination im Kleinhirn hat mit der bewußten Sensibilität zunächst nichts zu tun (Strümpell[1]). Zu ähnlichen Anschauungen ist Kohnstamm gelangt, demzufolge von allen sensiblen Bahnen Eindrücke ins Kleinhirn gelangen und für die unbewußte Koordination der Bewegungen verwertet werden; jene Eindrücke hinterlassen Spuren durch „Remanenz“ (analog dem bewußten Gedächtnis).

Von anderen Untersuchern wurde dem Kleinhirn eine direkt motorische Funktion zugeschrieben. Bereits Rolando (1809) — ähnlich später Weir Mitchell (1869) — erklärte das Kleinhirn als einen Verstärkungsapparat für die motorische Tätigkeit des Großhirns. Goltz (vgl. neuerdings Adamkiewicz) schrieb ihm zu Anfang geradewegs die Ausführung der Bewegungen überhaupt zu, während das Großhirn in erster Linie Hemmungsorgan sei. — In einer allerdings ganz anderen Art betrachtete Luciani die Kleinhirnataxie als wesentlich motorisch bedingt. Im spastischen oder hyperdynamen Anfangsstadium sei es die Hypertonie, die tonische Starre bestimmter Muskeln, welche die Ausführung koordinierter Bewegungen beeinträchtigt; dazu kommt noch die Maßlosigkeit (Dysmetrie) der Bewegungsimpulse. Im hypodynamischen oder Defektstadium andererseits bildet nach Luciani der Mangel an Kraft (Asthenie), an Tonus (Atonie) und an Stetigkeit der Muskelaktion (Astasie, Intentionstremor) das Hindernis für geordnete Bewegungen und damit die Quelle der Ataxie. Nach Luciani entfaltet das Kleinhirn sowohl eine selbständige Reflexaktion auf das Rückenmark, vorwiegend auf die Strecker des Rumpfes und der unteren Extremität derselben Seite, andererseits aber beeinflußt es, wie bereits Gowers betont, die motorische Tätigkeit der Zentralzone, nämlich ihren Zustand bezüglich Tonus und Erregbarkeit. Auch diese indirekte Einwirkung betrifft schließlich vorwiegend

[1]) Krehl betont ganz allgemein, daß der Vorgang der Koordination sich im wesentlichen außerhalb unseres Bewußtseins abspielt (Volkmanns Sammlung klin. Vortr. Nr. 330, 1902). Vgl. O. Foerster, Die Physiol. u. Pathol. der Koordination. Jena 1902.

die gleichnamige Rückenmarkshälfte. Luciani betrachtet den direkten wie den indirekten Einfluß des Kleinhirns auf die Muskelaktion ausschließlich als Förderungswirkung, welche die Kraft und Stetigkeit der Kontraktion, sowie den Tonus und den Gesamtstoffwechsel des „ruhenden" Muskels betrifft — also eine sthenische, statische, tonische und trophische ist. Daß diese Auffassung den hyperdynamen Anfangserscheinungen nach Kleinhirnverletzungen sowie dem Charakter der Ataxie[1]) nicht gerecht wird, wurde bereits oben, im Anschlusse an Sherrington und Lewandowsky, betont.

Nach dem Gesagten erscheint eine reflektorische oder excitomotorische Tätigkeit des Kleinhirns zweifellos sichergestellt. Dieselbe betrifft direkt wie indirekt den Zustand, sowie die Erregungs- und Hemmungsprozesse in der Muskulatur des Stammes, der Extremitäten, aber auch des Kopfes und der Augen. Es resultiert daraus eine Regulierung des Tonus, der Kontraktionsstärke und der Kontraktionsweise (tonische, sthenische, statische Funktion nach Luciani). Diese Regulierung erfolgt, wie die hyperdynamen Ausfallserscheinungen lehren, nicht ausschließlich im Sinne von Förderung, sondern auch von Hemmung. Überhaupt erweist sich das Kleinhirn als wesentlich mitbeteiligt an der zweckmäßigen Abstufung und Regulierung der Bewegungen nach Stärke, Schnelligkeit, Dauer und Reihenfolge (Lewandowsky). Bedingung wie Anlaß für diese Tätigkeit sind cerebellopetale Erregungen, die dem Labyrinth, dem Rückenmark, d. h. der Haut und dem Bewegungsapparate, wohl auch dem Großhirn entstammen. Die indirekte Wirkung betrifft zunächst die kontralaterale Großhirnhemisphäre und ihre Ganglien, deren Zustand (Tonus, Erregbarkeit) dadurch mit bedingt ist und im Sinne von Erregung, wohl auch von Hemmung verändert werden kann. Das Kleinhirn erscheint somit neben der sensomotorischen Bewußtseinssphäre des Großhirns als ein unbewußtes Organ der sog. zentripetalen oder sensorischen Koordination — des „Muskelsinnes" im weiteren Sinne (Lussana, Bouillaud, Hitzig, Lewandowsky). Zugleich aber bildet es den Ursprungsort einer ungewollten motorischen Komponente (Luciani), eines cerebellaren Anteiles an der einzelnen Bewegung neben der gewollten Großhirnkomponente. Jede Hälfte des Kleinhirns wirkt analog wie die kontralaterale Großhirnhemisphäre (speziell für die Wendung beider Augen — Prévost, Russell).

Andererseits ist die Annahme irgend einer psychophysischen Aktion des Kleinhirns, speziell einer Mitbeteiligung desselben an den Lage- und Bewegungsempfindungen (Hitzig) als noch nicht erwiesen zu bezeichnen[2]). — Eine funktionelle Differenzierung der Kleinhirnrinde ist aus den bisherigen Läsionsversuchen nicht mit Sicherheit abzuleiten; doch weist wohl die bloß lokale Reizbarkeit sowie die tektonische, speziell die myelogenetische Gliederung der Kleinhirnoberfläche darauf hin, das ihre einzelnen Teile nicht gleichwertig sind.

---

[1]) Gegen eine ausschließlich sthenische Rolle des Kleinhirns (Dupuy) und für eine eigentlich koordinative (Flourens) ist speziell Laborde eingetreten. — [2]) Rolando, Longet, Vulpian, Wagner, Wundt, Eckhard, Ferrier u. a. haben sich gegen jede sensorische Funktion des Kleinhirns ausgesprochen: Luciani äußert sich zurückhaltend (Kap. XIII, S. 281). Bezüglich Lewandowsky u. a. siehe oben.

Physiologie des Rücken- und Kopfmarks

von

O. Langendorff.

1. Einleitung.

I. Begriff des Zentralapparates. Bedeutung der grauen Substanz. Die Ganglienzellenhypothese.

Während man den Nerven lediglich die Aufgabe zuschreibt, die an der Körperperipherie empfangenen Reize zum Gehirn und Rückenmark fortzupflanzen und die von diesen Teilen ausgehenden Antriebe den peripheren Organen zu übermitteln, sieht man die Zentralorgane des Nervensystems als die Stätte von Funktionen an, die als zentrale Leistungen der einfachen Nervenleitung gegenübergestellt werden.

Zu den wichtigsten Aufgaben des Zentralapparates gehört die funktionelle Zusammenfassung der in der Peripherie nicht nur räumlich getrennt verlaufenden, sondern mehr noch durch die Isolation ihrer Reizleitung voneinander geschiedenen Nervenfasern. Erst durch die Herstellung solcher Verbindungen und durch die Mannigfaltigkeit ihrer Kombinationen wird eine einheitliche und zweckentsprechende Wirkungsweise der vom Nervensystem abhängigen Organe und Organsysteme bewirkt.

In den Zentralorganen kommen die bewußten Empfindungen zustande und geben zu Vorstellungen und den aus diesen entstehenden, nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauch als willkürlich bezeichneten Bewegungsimpulsen Anlaß. Sie ermöglichen ferner den direkten und ohne Beteiligung des Bewußtseins geschehenden Übergang sensorieller Reize auf motorische Bahnen und vermitteln auf diese Weise die Reflexe. Sie senden außerdem selbständige Impulse aus, die zu den weder vom Willen noch direkt durch Empfindungsreize angeregten automatischen Bewegungen Anlaß geben. Endlich schreibt man den Zentralorganen auch trophische Beziehungen zu den aus ihnen hervorgehenden Nerven und zu anderen Geweben zu [1]).

Da Gehirn und Rückenmark aus weißer und grauer Substanz zusammengesetzt sind, muß man fragen, welcher von beiden die zentralen Leistungen zukommen. Seit langer Zeit hat man sich für die graue Substanz ent-

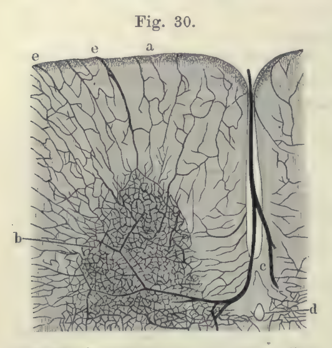
---

[1]) Vgl. dazu Joh. Müller, Handbuch der Physiologie der Menschen 1, 3. Aufl., Koblenz 1838, S. 803; A. W. Volkmann, Wagners Handwörterbuch d. Physiologie 2, 479, 1844.

schieden[1]), während man den weißen Massen, deren Elemente sich nicht merklich von denen der peripheren Nerven unterscheiden, wie diesen nur die Aufgabe der Reizleitung zuzuteilen sich für berechtigt gehalten hat. Für diese Auffassung läßt sich folgendes anführen. Wo immer das Zentralnervensystem Vorgänge vermittelt, die wir zu den zentralen zählen, ist graue Substanz vorhanden; mit ihrer Zerstörung verschwinden die Reflexe, während eine ausgedehnte Verletzung der weißen Substanz diese nicht unmöglich macht. Afferente wie efferente Nervenfasern haben ihren Ursprung oder ihr Ende in der grauen Substanz, treten aber gesondert voneinander in sie ein; die Beziehungen beider zueinander, sowie die der motorischen Fasern untereinander, vermag daher nur sie zu vermitteln.

Allen Forschern ist aufgefallen, daß die graue Substanz viel reichlicher mit Blut versorgt wird als die weiße. Während die Blutgefäße in der weißen Substanz weite Schlingen bilden, besitzt die graue ein äußerst engmaschiges Gefäßnetz (Fig. 30). Dies ist wie am Rückenmark, so besonders deutlich auch am Großhirn zu erkennen. Aus der reicheren Blutspeisung schloß schon Burdach auf eine regere Lebenstätigkeit.

Fig. 30.



Blutgefäße des Rückenmarkes der Katze. Nach einem Injektionspräparat von Thiersch. Aus Kölliker. *a* Vorderstrang, *b* Vorderhorn, *c* Äste der *Art. med. spinal. anter.*, *d* Zentralkanal, *e e'* Arterien, die in der Gegend der Vorderwurzeln von außen eindringen.

Auch von unserem heutigen Standpunkt müssen wir daraus auf besonders lebhafte Stoffwechselvorgänge und auf Leistungen schließen, die mit erheblicherem Stoffverbrauch einhergehen. Die hier stattfindenden Vorgänge müssen mehr sein als bloße Leitungsprozesse; denn daß diese mit einem nur minimalen Stoffverbrauch verbunden sind, lehren die Beobachtungen an den peripheren Nerven.

Eine wichtige Erläuterung zu dieser Auffassungsweise ergibt das Studium der Erscheinungen, die bei Unterbrechung der Blutversorgung der Zentralorgane auftreten. Schon in kürzester Frist sind, wie ich in Übereinstimmung mit Pflüger nachgewiesen habe[2]), chemische Verände-

---

[1]) Die beiden Wenzel (1812) hielten die graue Substanz für den Sitz der Empfindung, die weiße für den Leiter der Eindrücke (nach Burdach). Schon vorher hatten Gall und Spurzheim (Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems. Aus dem Französischen. Paris und Straßburg 1809, S. 22 u. 188) die erstere für den Ursprung und Nährstoff der Nerven erklärt. Burdach (Vom Baue und Leben des Gehirns **3**, 324, 1826) glaubte, daß Richtung, Sinn und Wille im Mark, Erkenntnis, Gefühl und Denkvermögen in der grauen Substanz ihre Organe haben. Legallois (Oeuvres **1**, 20, éd. par Pariset, Paris 1824) sah in ihr den Ursprungsort der Spinalnerven und des sie direkt belebenden Prinzips, in der Marksubstanz nur die Summe der Nervenfäden, die Gehirn und Rückenmark verbinden. — [2]) E. Pflüger, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **10**, 312, 1875; O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1882, Nr. 50 und Neurol. Zentralbl. 1885, Nr. 24; W. D. Halliburton, Journ. of Physiology **15**, 90, 1893; Th. Ziehen,

rungen nachweisbar, die in einer rasch zunehmenden Acidität der im normalen Zustande meist alkalisch reagierenden grauen Substanz ihren Ausdruck finden. Die weiße Substanz bleibt lange alkalisch. Sehr treffend bemerkt Pflüger, daß es kaum ein Gewebe gebe, bei dem selbst bei einer dem Nullpunkt nahen Temperatur die Zersetzung mit solcher Geschwindigkeit ablaufe wie in der Gehirnrinde.

Auch an die farbenanalytischen Untersuchungen von Ehrlich sei hier erinnert, aus denen hervorgeht, daß die graue Substanz des Nervensystems einerseits zu den am besten mit Sauerstoff gesättigten, andererseits zu den sauerstoffbedürftigsten Geweben des Körpers gehört, so daß sich in ihr nach Aufhören der Blutversorgung schnell lebhafte Reduktionsvorgänge geltend machen [1]).

Unterbrechung der Blutzufuhr führt auch rasch zu bleibenden anatomischen Veränderungen der grauen Massen. Nach einstündiger Abklemmung der Bauchaorta tritt nach den Untersuchungen von Ehrlich und Brieger, sowie von Singer und anderen eine Nekrose der grauen Rückenmarksubstanz ein, während die weiße nur teilweise und erst sekundär entartet [2]). Letztere teilt ihre Widerstandsfähigkeit mit den peripheren Nerven, die eine vorübergehende Fernhaltung des Blutstromes weit länger ertragen. Sehen wir nun auch in funktioneller Beziehung überraschend schnell erhebliche Störungen der Blutsperre folgen, so liegt die Vermutung nahe, daß die betroffenen Verrichtungen auf die graue Masse angewiesen sind. Der fast momentane Verlust des Bewußtseins bei Hirnanämie, die akute Lähmung des Hinterkörpers bei Ausführung des Stensonschen Versuches sind die handgreiflichsten der hierher gehörigen Tatsachen [3]).

Wie schnell die Fernhaltung des Blutes die weiße Substanz funktionell schädigt, ist freilich sehr schwer festzustellen. Auch die neuen, auf meine Veranlassung von Scheven angestellten Versuche, die anscheinend einer nur geringen Widerstandsfähigkeit das Wort reden, sind doch noch nicht ganz entscheidend. Vorläufig glaube ich, in Übereinstimmung mit vielen anderen Forschern, daran festhalten zu müssen, daß die weiße Substanz eine weit größere Resistenz gegen den Einfluß der Blutleere besitzt als die graue [4]).

Erscheint nach diesen Erwägungen die Bedeutung der grauen Substanz als Sitz der zentralen Vorgänge sichergestellt, so erhebt sich weiter

---

v. Bardelebens Handbuch d. Anatomie d. Menschen **4** (1 bis 3), 139, Jena 1899; Fr. Müller und A. Ott, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **103**, 499, 1904. Gscheidlen (Pflügers Arch. **8**, 171, 1874) und Edinger (ebenda **29**, 251, 1882) hatten die Reaktion der lebenden Rinde stets sauer gefunden, während Pflüger sie meist schwach sauer, zuweilen neutral, seltener alkalisch fand. Ich selbst habe bei geeigneten Maßregeln (Kälte) stets Bläuung von Lackmus gesehen. Wie dem aber auch sein mag, so viel ist sicher, daß beim Absterben, bei Fernhaltung des Blutstromes usw. eine überaus schnell zunehmende Säuerung auftritt.

[1]) P. Ehrlich, Das Sauerstoffbedürfnis des Organismus. Berlin 1885, S. 79, 117, 135 ff. — [2]) L. Brieger und P. Ehrlich, Zeitschr. f. klin. Medizin **7** (1884); J. Singer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1887 (3), S. 136; Spronck, Arch. de physiol. 1888; J. Singer und E. Münzer, Denkschriften d. Wien. Akad. d. Wiss. **57** (1890); E. Münzer und H. Wiener, Arch. f. experiment. Pathol. u. Pharmakol. **35**, 113, 1895. — [3]) Vgl. L. Fredericq, Bull. Acad. roy. de Belgique **18**, 54, 1889. — [4]) S. Mayer, Sitzungsber. d. Wien. Acad. d. Wiss. **79** (1879); O. Minkowski, Über die Änderungen der elektrischen Erregbarkeit des Gehirns nach Verschluß der Kopfarterien; H. E. Hering, Zentralbl. f. Physiol. 1898 (10); U. Scheven, Arch. f. Psychiatrie **39**, 1, 1904.

die Frage, an welche Elemente derselben man sich diese gebunden denken soll.

Nach der Ansicht der meisten Forscher besteht die graue Substanz, wenn wir von den Blutgefäßen und der Neuroglia absehen, der Hauptsache nach aus Nervenzellen (Ganglienzellen) und aus solchen Bestandteilen (Nervenfasern und Neurofibrillen), die von den Elementen der peripheren Nerven und der weißen Substanz nicht merklich verschieden sind. Auch die so lange rätselhafte Leydigsche Punktsubstanz in den Ganglien der Wirbellosen enthält anscheinend nur dichte Fibrillengeflechte. Ist es richtig, daß die graue Substanz andere nervöse Elemente nicht besitzt und kommen ihr Eigenschaften und Leistungen zu, die sich an den Nerven nicht beobachten lassen, so liegt die Folgerung nahe, daß diese auf Eigentümlichkeiten der Nervenzellen beruhen. Sträubt man sich gegen einen solchen Schluß, so muß man die Hypothese aufstellen und beweisen, daß die Nervenfäden oder die Neurofibrillen der grauen Substanz und deren Geflechte mit Eigenschaften besonderer Art ausgestattet und dadurch den dieselben histologischen und färberischen Merkmale zeigenden, angeblich sogar ihre direkte Fortsetzung bildenden Achsenzylindern und Fibrillen der peripheren Nervenfasern in funktioneller Hinsicht weit überlegen sind.

Bereits die ersten Entdecker und Untersucher der Ganglienzellen, besonders Valentin und Purkinje, nahmen sie für die zentralen Leistungen in Anspruch; noch lebhafter machte sich diese Anschauung geltend, als es gelang, den Zusammenhang der Ganglienzellen mit Nervenfasern zu erweisen [1]). Ihre Hauptvertreter fand sie in Kölliker, Volkmann und R. Wagner, während Henle, Ludwig u. a. sich abweisend verhielten. Die Entdeckung von Ganglienzellenhaufen in automatisch tätigen Organen (im Herzen durch Remak) gab der Ansicht von der zentralen Natur der Nervenzelle gewichtige Stützpunkte. Später hat man oft vergessen, daß die Zurückführung der zentralen Leistungen auf die Ganglienzellen keineswegs auf bewiesenen Tatsachen beruht, und es war gewiß nicht ganz unberechtigt, wenn Henle [2]) (noch 1879) die Ganglienzellenhypothese ein Vorurteil nannte, und wenn Eckhard [3]) (in demselben Jahre) auf Grund einer kritischen Würdigung ihrer Grundlagen zu vorsichtiger Skepsis mahnte.

Die als Ganglienzellenhypothese bezeichnete Lehre findet eine wesentliche Stütze in derjenigen Auffassung vom gegenseitigen Zusammenhang von Nervenzellen und Nervenfasern, die unter dem Namen der Neuronentheorie vielen Beifall gefunden hat. Doch muß betont werden, daß sie schon früher bestanden hat als diese, und daß ihre Berechtigung nicht danach bemessen werden kann, ob diese in allen ihren Teilen sich als richtig erweist. Da die neueren Gegner der Ansicht von der zentralen Bedeutung der Nervenzellen zugleich auch die Neuronentheorie ablehnen und zum Teil beide Anschauungen mit denselben Gründen bekämpfen, so muß hier auf diese für die Vorstellungen vom Aufbau des Nervensystems in den letzten 14 bis 15 Jahren maßgebend gewesene Lehre kurz eingegangen werden.

---

[1]) L. Stieda in der Festschrift zum 70. Geburtstag von C. v. Kupffer. Jena 1899, S. 79. Der Entdecker der Ganglienzelle ist Ehrenberg (1833); bei den Wirbeltieren fand sie zuerst Valentin. Die Entdeckung des Nervenfortsatzes dürfte Kölliker zuzuschreiben sein (1845). Vgl. R. Wagner, Handwörterb. d. Physiol. **3** (1), 361 bis 390. — [2]) J. Henle, Handbuch der Nervenlehre, 2. Aufl., Braunschweig 1879, S. 10. — [3]) C. Eckhard, Hermanns Handb. d. Physiol. **2** (2), 15 bis 23, 1879.

II. Die Neuronenlehre und ihre Gegner [1]).

Dieser Lehre zufolge sind die Bausteine des Nervensystems die Neurone (von νευρῶν). Unter einem Neuron versteht man eine Nervenzelle mit ihren sämtlichen Fortsätzen, den viel verzweigten Dendriten (Protoplasmafortsätzen) und dem Neuriten (Nerven- oder Achsenzylinderfortsatz, Axon). Als Neurit gilt der Nervenfortsatz in seiner ganzen Ausdehnung bis zu seiner Endverzweigung im peripheren Organ (Muskel, Drüse, Haut) oder bis zu den Endbäumchen, mit denen er selbst und seine Seitenzweige (Kollateralen) in der Nähe anderer Nervenzellen enden. Ein nervöser Zusammenhang zwischen den verschiedenen Neuronen besteht nicht. Vielmehr findet die Fortleitung der Erregung von einem Neuron auf andere durch Kontakt statt. Die Kontaktstellen werden von englischen Autoren als Synapsen (von σὺν und ἅπτειν) bezeichnet.

Fig. 31.

A B

Zweigliedrige Neuronenketten. A motorische, B sensible Neurone.

An der motorischen und sensiblen Leitung nehmen meistens mehrere hintereinander geschaltete Neurone teil, Neurone erster, zweiter usw. Ordnung. So würde ein motorischer Impuls, der von der Großhirnrinde ausgeht, zwei Neurone zu durchlaufen haben (Fig. 31 A), deren eines aus einer kortikalen Pyramidenzelle mit ihrem bis ins Rückenmark verlaufenden Nervenfortsatze besteht, während das andere eine Ganglienzelle des Vorderhornes ist mit der aus ihr entspringenden und bis zum Muskel sich fortsetzenden Vorderwurzelfaser.

Da der die Rinde mit dem Rückenmark verbindende Neurit auf seinem langen Wege zahlreiche Kollateralen abgibt, deren jede nach kurzem Verlauf

[1]) Vgl. dazu W. Waldeyer, Deutsche med. Wochenschr. 1891, Nr. 44. M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen, 2. Aufl., Berlin 1895. A. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre d. Menschen, 6. Aufl., Bd. II, Leipzig 1896. Th. Ziehen, Zentralnervensystem (1. Abschnitt) im Handb. d. Anatomie d. Menschen (herausgegeben von Bardeleben). Jena 1899. A. Hoche, Die Neuronenlehre und ihre Gegner. Berlin 1899. M. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Jena 1900. F. Schenck, Würzburger Abhandl. a. d. Gesamtgebiet d. prakt. Med. 2 (7), 1902. Fr. Nissl, Die Neuronlehre und ihre Anhänger. Jena 1903. A. Bethe, Allgemeine Anatomie u. Physiologie d. Nervensystems. Leipzig 1903.

mit Endbäumchen in der Nähe einer Vorderhornzelle endet, so ist das funktionell von einer Rindenzelle beherrschte Gebiet ein sehr ausgedehntes. Ein sensibles Neuron (Fig. 31 B) erster Ordnung besteht aus einer dem Spinalganglion (oder einem homologen Kopfnervenganglion) angehörenden Nervenzelle, deren einziger Fortsatz T-förmig sich teilend, den einen seiner Zweige zur Körperperipherie (z. B. zur Haut) entsendet, den anderen als hintere Wurzelfaser in das Rückenmark eintreten läßt, wo er nach längerem oder kürzerem Verlaufe und unter Abgabe von Seitenzweigen in der Nähe anderer Nervenzellen seine Endbäumchen bildet. Diese Nervenzellen gehören Neuronen zweiter Ordnung an; sie können motorisch sein, dann geht die Leitung von der Empfindungsfaser auf Bewegungsfasern über; oder es sind sensible, die den empfangenen Impuls zum Gehirn weitergeben; oder endlich es sind Schaltzellen, die erst durch ihre Fortsätze zu Neuronen dritter Ordnung in Beziehung treten.

Auch im System des Sympathicus finden wir die Neuronengliederung wieder. Die in den sympathischen Ganglien sich findenden Nervenzellen mit ihren Fortsätzen haben, wie es scheint, durchweg den Charakter motorischer Neurone, an welche die Endbäumchen sympathischer oder cerebrospinaler Fremdfasern angelagert sind.

Aus diesen Einheiten setzt sich nun das ganze Nervensystem zusammen, und auch die graue Substanz besteht, wenn von den stützenden Geweben (Neuroglia) abgesehen wird, nur aus Nervenzellen und deren Fortsätzen.

Die Neuronenlehre hat, wie man sieht, den Versuch gemacht, in die anscheinend unauflösbare Struktur der Zentralorgane Ordnung zu bringen und die Verbindungen und Beziehungen, die hier vorhanden sein müssen, verständlich zu machen. Es konnte nicht ausbleiben, daß bereits die ersten Vertreter und Verbreiter der neuen Anschauungen den Versuch machten, die wichtigsten funktionellen Beziehungen des Zentralorgans vom Standpunkte ihrer Lehre zu deuten.

Indessen ist bei der Zustimmung, welche diese Bestrebungen gefunden haben, vielleicht übersehen worden, daß die oft betonte Übereinstimmung mit sogenannten Postulaten der Physiologie schon deshalb vorhanden sein mußte, weil die anatomischen Forscher die Deutung ihrer nicht immer eindeutigen Funde begreiflicherweise den vorausgesetzten physiologischen Forderungen von vornherein anzupassen gesucht haben. Es ließe sich auch nachweisen, daß dies nicht einmal überall geglückt ist, daß der unendlich vielseitigen Wechselwirkung, wie wir sie im nervösen Zentralorgan antreffen, die beengenden anatomischen Vorbedingungen, wie sie die Neuronenlehre voraussetzt, vielfach nur unvollkommen Rechnung tragen.

Aber sicher scheint doch zu sein, daß die Grundanschauungen, die uns auf diese Weise erwuchsen, im wesentlichen richtig sind, und wenn auch noch mancherlei Ergänzungen notwendig sind und wenn auch die fortgesetzte histologische Durchforschung des Zentralorgans Tatsachen zutage gefördert hat oder noch fördern sollte, die einzelnen Punkten der Neuronentheorie widersprechen, so liegt deshalb kein Grund vor, sie, wie manche wollen, einfach über Bord zu werfen.

Die Neuronentheorie ist in hohem Maße geeignet, die Meinung von der zentralen Bedeutung der Ganglienzellen zu unterstützen.

Wenn die motorischen Fasern, wie sie lehrt, nicht nur von gewissen Nervenzellen ausgehen, sondern in ihnen ihren wahren Anfang haben, so verstehen wir, wie man diese als Ausgangspunkte selbständiger Bewegungsantriebe, als automatische Zentren, hat auffassen können. Wenn mit den motorischen Zellen die Endbäumchen sensibler Neurone in Kontakt treten, wird der Übergang der Erregung von Empfindungsnerven auf Bewegungsnerven, also das Entstehen der Reflexe, verständlich. Vor allem begreifen wir aber den trophischen Einfluß der Ganglienzelle auf die ihr entstammende Nervenfaser, wenn wir hören, daß jede Nervenfaser als Neurit einer Ganglienzelle entsteht und bis in ihre äußersten Verzweigungen hinein ein Teil dieser Zelle bleibt; wir begreifen, daß sie mit der Zelle lebt und stirbt, daß sie, von ihr getrennt, zugrunde geht und von ihr aus auch wieder neu erzeugt werden kann.

Fig. 32.



Vorderhornzelle vom Menschen. Fibrillenfärbung. Nach Bethe.

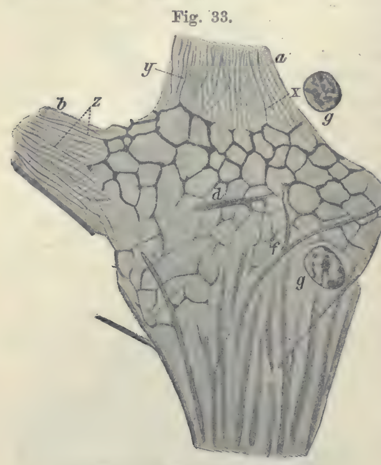
In schroffem Gegensatze zur Neuronentheorie steht eine andere, ebenfalls von geachteten Forschern vertretene Anschauungsweise, die man kurz als die Fibrillenhypothese bezeichnen kann. Stellten nach jener die Nervenzellen anatomische Zentralpunkte für die aus ihnen hervorsprossenden Nervenfasern dar, gehörte nach ihr jede Faser zu einer Nervenzelle, und zwar nur zu einer einzigen, und sollten alle Neurone anatomisch voneinander getrennt sein, so verkündet die gegnerische Theorie die Alleinherrschaft und die Kontinuität der Neurofibrillen. Aus solchen besteht der reizleitende Teil der Nervenfasern (Achsenzylinderfibrillen); sie dringen in eine Ganglienzelle ein, und treten aus ihr wieder heraus und in andere hinein; sie bilden in deren Leibe (bei Wirbellosen) und außerhalb desselben (bei Wirbeltieren) ein Geflecht oder Gitter, das die Zellen untereinander und jede Zelle mit Nervenfasern verschiedener Herkunft verbindet. So besteht ein die ganze graue Substanz erfüllendes fibrilläres Netzwerk; die Ganglienzellen sind nur Durchgangs- und Treffpunkte für die Fibrillen.

Diese Anschauungen fußen wesentlich auf den Befunden Apáthys am Nervensystem wirbelloser Tiere und auf den sich auch auf die Vertebraten erstreckenden Untersuchungen von Nissl und Bethe.

In Fig. 32 a. v. S. gebe ich (nach Bethe) die Abbildung einer Vorderhornzelle vom Menschen, in der die Fibrillen durch Färbung dargestellt sind. Man sieht, daß sie von einem Fortsatze in andere (*a*, *b*, *c*, *d*), besonders auch aus den Protoplasmafortsätzen in den Achsenzylinderfortsatz (*A x*) übergehen.

Ich verweise auch auf die Fig. 34 a. S. 216, in der in einer aus dem Vorderhorn des Ochsen stammenden Nervenzelle neben den (weiterhin zu erwähnenden) Tigroidschollen die Fibrillen deutlich sichtbar sind.

Fig. 33.



Vorderhornzelle vom Kalb. Nach Bethe.

Ein Bild von dem von Bethe vermuteten Zusammenhang der an eine Ganglienzelle herantretenden Nervenfasern mit den in der Zelle verlaufenden Fibrillen gibt die Fig 33.

Hier ist auf der Oberfläche der Zelle ein Netz sichtbar (Golginetz), in das allem Anschein nach einerseits Fibrillen der Zelle (*x*, *y*, *z*), anderseits feinste Fäserchen (*d*, *f*) aus der die Zelle teilweise einhüllenden „Nervenfaserhose“ eintreten. Die Golginetze finden sich nach Bethe auf der Oberfläche aller Ganglienzellen des Zentralnervensystems, breiten sich aber an manchen Stellen von hier aus mehr oder weniger diffus durch die ganze graue Substanz aus.

An die Stelle des Neuronenkontaktes setzt also die gegnerische Lehre den kontinuierlichen Zusammenhang eines peripheren und zentralen Fibrillensystems. Dem in der grauen Substanz gelegenen Teile dieses Systems, dem Neuropil gewisser Wirbellosen, dem Fibrillengitter der Wirbeltiere, werden von ihr alle die zentralen Leistungen zugeschrieben, zu deren Erfüllung man sonst zumeist Ganglienzellen für erforderlich gehalten hat. Das zentrale Fibrillengitter soll automatische Bewegungsimpulse aussenden, es soll Reflexe vermitteln, indem die auf einer afferenten Fibrillenbahn anlangende Erregung einfach auf eine sie direkt fortsetzende efferente Bahn übergeht. Auch die trophische Bedeutung wird den Ganglienzellen abgesprochen, da die Fibrille angeblich auch ohne Zusammenhang mit Nervenzellen leben und, wenn sie zugrunde gegangen ist, sich selbsttätig regenerieren kann. Die Ganglienzellen sind für die nervösen Vorgänge nur insofern von Bedeutung, als sie Fibrillen enthalten und deren gegenseitige Beziehungen vermitteln helfen.

Gegenüber diesen und noch weiter gehenden, von den Vertretern der Fibrillenhypothese gezogenen Konsequenzen muß bemerkt werden, daß deren anatomische Grundlagen doch noch nicht in dem Maße gesichert sind, daß auf sie eine solche die Ganglienzellenhypothese gänzlich umstoßende Auffassung von den zentralen Leistungen gegründet werden könnte. Insbesondere

muß darauf hingewiesen werden, daß nicht einmal der nervöse Charakter der nach Bethe bei der zentralen Leitung so wesentlich beteiligten Fibrillennetze, weder der intracellularen noch der extracellularen gesichert ist, daß manche sie für Teile der Neuroglia, andere für eine Art von Saftkanalsystem halten.

Ferner ist zu beachten, daß die Bedeutung der Neurofibrillen, selbst der peripheren Nervenfasern, auch wenn man nicht, wie z. B. Bütschli, ihre Existenz gänzlich in Abrede stellt, als ausschließlicher Leiter der nervösen Vorgänge nur eine Annahme ist, gegen die sich mancherlei einwenden läßt.

Endlich dürfte es auf Schwierigkeiten stoßen, wenn man das Wesen der zentralen Prozesse vorwiegend auf Leitungsvorgänge beziehen wollte. Selbst der einfachste Reflex enthält, wie wir sehen werden, Elemente, die sich eben als zentrale Bestandteile des Vorganges nicht auf einfache Nervenleitung zurückführen lassen.

Mögen also auch immerhin die neueren Befunde zu Korrekturen der geltenden Ansichten über die Neurone und ihre Verkettung nötigen — ein ausreichender Grund, deshalb die Ganglienzellenhypothese zu verlassen, liegt vorläufig noch nicht vor.

III. Weitere Begründung der Ganglienzellenhypothese.

Lassen wir die Frage nach der Berechtigung der Neuronenlehre beiseite, so liegen unabhängig von ihr noch Tatsachen und Erwägungen vor, die mit mehr oder weniger Recht zugunsten der Ganglienzellenhypothese verwertet worden sind oder verwertet werden könnten [1]).

Eine kritische Durchmusterung dieser Beweismittel kann sich natürlich nicht auf diejenigen beschränken, die sich auf die Nervenzellen der grauen Substanz in den cerebrospinalen Zentralorganen beziehen.

1. Es ist oben von der reichen Blutversorgung der grauen Substanz und der damit in Zusammenhang gebrachten Annahme eines besonders regen Stoffverkehres in ihr die Rede gewesen. Nehmen wir einen solchen für die zentralen Vorgänge in Anspruch, so ist es nicht unwichtig, daß für die Ernährung und Sauerstoffversorgung der Ganglienzellen der grauen Substanz in ganz besonders reichem Maße gesorgt zu sein scheint. In der grauen Substanz des Rückenmarkes nämlich weisen diejenigen Stellen, an denen Zellgruppen liegen, die engsten Maschen der Kapillarnetze auf [2]).

Manche besonders große Ganglienzellen, wie die riesenhaften, 130 bis 257 μ messenden Nervenzellen im Kopfmark des *Lophius piscatorius* besitzen sogar eigene, ihr Protoplasma durchsetzende Blutgefäße [3]). Bei den Säugetieren sehen wir ein intracellulares Saftkanalsystem in das Protoplasma der Nervenzellen eingegraben, das anscheinend mit den an der Zelloberfläche befindlichen Lymphräumen kommuniziert [4]). Endlich sei auf eine Tatsache

---

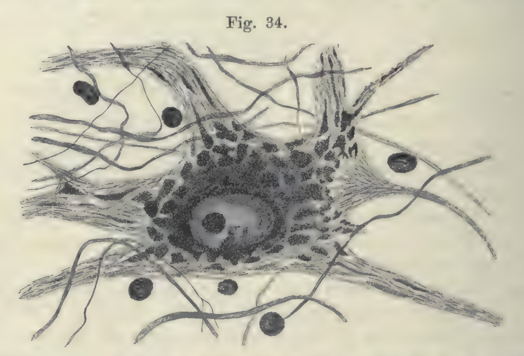
[1]) O. Langendorff, Die physiologischen Merkmale der Nervenzelle (akademische Rede). Rostock 1901. M. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Jena 1900. A. Bethe, Ergebnisse der Physiologie **3** (2), 195 ff., 1904. — [2]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. II, 6. Aufl., Leipzig 1896, S. 839. Th. Ziehen, v. Bardelebens Handb. d. Anat. d. Menschen **4**, (1 bis 3), 236. — [3]) G. Fritsch, Archiv f. mikrosk. Anat. **27**, 13, 1886. — [4]) E. Holmgren, Anatom. Hefte **15** (1), 1899. R. Pewsner-Neufeld, Anatom. Anzeiger **23** (16 u. 17), 1903 (daselbst weitere Literaturangaben).

verwiesen, die für das besonders große respiratorische Bedürfnis mancher Nervenzellen zu sprechen scheint, daß nämlich bei gewissen Würmern Hämoglobin enthaltende Ganglienzellen nachgewiesen sind [1]).

2. Die Annahme, daß die Tätigkeit der nervösen Zentralorgane eine besondere Wirksamkeit der Nervenzellen voraussetze und mit Dissimilationsprozessen in diesen einhergehe, würde eine große Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es gelänge, bei Vergleichung des ruhenden und des tätigen Nervensystems Unterschiede im mikroskopischen Bilde ihrer Ganglienzellen aufzufinden, die auf den Verbrauch von Zellbestandteilen bei der Tätigkeit schließen ließen. Es liegen nun Beobachtungen vor, die ein solches Verhalten wahrscheinlich machen, wenn auch noch nicht sicher beweisen.

Bekanntlich gelingt es, durch Anwendung gewisser Fixations- und Färbungsmethoden (Verfahren von Nissl) in den Ganglienzellen schollenartige Gebilde darzustellen, die als Chromatinschollen oder Tigroidkörper, auch wohl als Nisslkörper bezeichnet werden (s. Fig. 34). Es handelt sich

Fig. 34.



Vorderhornzelle vom Ochsen. Tigroidschollen und Fibrillen gefärbt. Nach Bethe.

dabei wahrscheinlich nicht um präformierte Gebilde, sondern um artifizielle Produkte, aber immerhin um solche, die unter den gegebenen Bedingungen regelmäßig in bestimmter Form und Anordnung aufzutreten pflegen und deren Beschaffenheit und Darstellbarkeit von dem chemischen Bau des Nervenzellleibes abhängig ist.

Zahlreiche Beobachter haben nun angegeben, daß unter dem Einfluß der Ruhe, der Tätigkeit, der Ermüdung usw. der Gehalt der Nervenzellen an Tigroidsubstanz und deren Verteilung sich ändert [2]). Zustände der motorischen Nervenzellen, die man wegen der größeren oder geringeren Dichtig-

---

[1]) So z. B. bei *Aphrodite aculeata* (R. Lankester) und bei vielen Nemertinen (Hubrecht). Siehe O. v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903, S. 55. — [2]) Vgl. A. Goldscheider und E. Flatau, Normale und pathologische Anatomie der Nervenzellen, Berlin 1898; von den hier in Betracht kommenden Beobachtungen seien die von Nissl, Vas, Hodge, Mann, Demoor und Pergens, Lugaro, Warrington, Bräunig (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1903, S. 251) angeführt. Die letztere Arbeit enthält ebenso wie die von Goldscheider-Flatau reichliche Literaturnachweise.

keit jener basophilen Schollen als pyknomorphe und apyknomorphe Formen (Nissl) beschrieben hat, haben manche als Ausdruck verschiedener Funktionsgrade aufgefaßt. Ferner sind unter gewissen Bedingungen, ins-

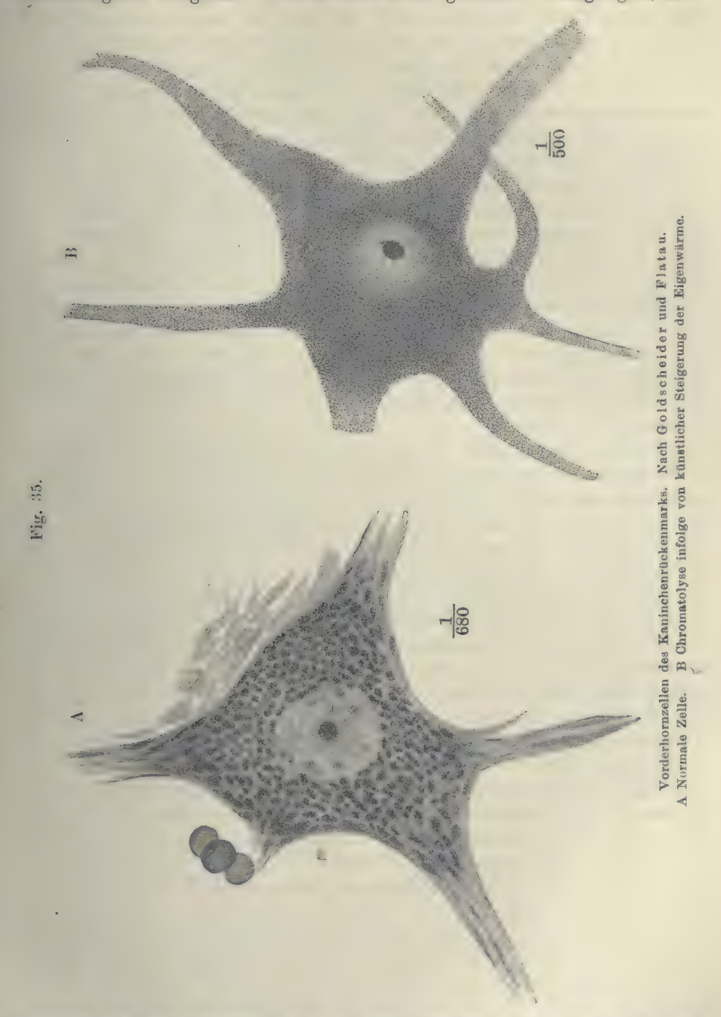


Fig. 35.

Vorderhornzellen des Kaninchenrückenmarks. Nach Goldscheider und Flatau.
A Normale Zelle. B Chromatolyse infolge von künstlicher Steigerung der Eigenwärme.

besondere bei Hyperthermie, nach vorübergehender Blutabsperrung, nach Durchschneidung der den betreffenden Zellen entstammenden Nervenfasern Veränderungen nachgewiesen worden, die als feinkörnige Umwandlung oder als

Schwellung der Nisslkörper auftreten und in vielen Fällen zur Auflösung und zum Schwunde derselben führen (Chromatolyse oder Tigrolyse). Fig. 35 A a. v. S. zeigt eine normale Vorderhornzelle vom Kaninchen, B eine ähnliche im Zustande der Tigrolyse. Auch infolge von Vergiftungen, z. B. mit Strychnin, mit Tetanusgift usw., treten solche Veränderungen ein [1]).

Die Angaben über das färberische Verhalten der Ganglienzellen bei verschiedenen Tätigkeitszuständen gehen noch vielfach auseinander und geben zu mancherlei Bedenken Anlaß. Insbesondere muß die oft geübte Methode der direkten elektrischen Reizung der Zellen verworfen werden. Beweisend wären nur solche Veränderungen, die sich unter dem Einfluß funktioneller Reize ausbilden, und zwar solcher, die das Auftreten sekundärer Zellveränderungen ausschließen. Die Anwendung von Giften, auch des Strychnins, ist daher nicht unbedenklich. Die Angabe von Nissl [2]), daß Gifte von gleicher physiologischer Wirkung sehr verschiedenartige Veränderungen der Nervenzellen herbeiführen und daß die Zellveränderungen die Vergiftungserscheinungen lange überdauern können, mahnt zu weiser Vorsicht.

Dennoch glaube ich, daß die schon vorliegenden Erfahrungen zu den besten Hoffnungen berechtigen und daß die Zukunft gerade nach dieser Richtung hin Aufklärungen bringen wird, die für die Frage nach der funktionellen Beteiligung der Nervenzellen an den nervösen Vorgängen von großer Bedeutung sein dürften.

3. Eine andere Reihe von Veränderungen, die man an den Nervenzellen unter dem Einfluß verschiedener funktioneller Zustände hat beobachten wollen, wird unter dem Namen der Plastizität der Neurone zusammengefaßt [3]). Es handelt sich dabei um Formveränderungen besonders der Dendriten. Unter dem Einfluß der elektrischen Reizung, der Narkose, des Winterschlafes usw. sahen Demoor und andere an Präparaten, die nach der Golgischen Methode behandelt waren, rosenkranzartige Anschwellungen der Dendriten auftreten und deren Dornenbesatz geringer werden und verschwinden. Manche haben dies als Ausdruck einer amöboiden Tätigkeit der Nervenzelle gedeutet. Obwohl zugegeben werden muß, daß die vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen der verschiedenen Zustände den Gedanken an funktionelle Differenzen sehr nahe legen, ist doch bei den bekannten Tücken des Golgiverfahrens die höchste Skepsis am Platze. Man wird daher nicht leicht den kühnen Schlüssen zustimmen, die unter Zugrundelegung solcher Bilder an die angebliche Aufhebung des Neuronenkontaktes usw. geknüpft worden sind [4]). Mit der Ablehnung der Neuronenlehre würden alle diese Spekulationen ihre Grundlage verlieren.

4. Von Anfang an hat in der Frage nach der zentralen Bedeutung der Ganglienzellen die periphere Nervenzelle eine große Rolle gespielt. Vor

[1]) Über pathologische Veränderungen der Nisslbilder vgl. besonders H. Schmaus Vorlesungen über die pathologische Anatomie des Rückenmarks, Wiesbaden 1901, S. 68 ff. — [2]) Nach A. Bethe in den Ergebnissen der Physiologie **3** (2), 206, 1904. — [3]) J. Demoor, Zentralbl. f. Physiol. 1895, Nr. 5 und Travaux de l'Institut Solvay **1** (1), 1896; **2** (1), 1898 (daselbst Literaturzusammenstellung). In den Arbeiten des Institut Solvay (**1** bis **4**) finden sich auch die einschlägigen Abhandlungen von Pergens, Querton, Stefanowska. — [4]) M. Duval, Compt. rend. soc. biol., 8. et 15. Févr. 1895 (histologische Theorie des Schlafes) und Revue scientifique **9** 4. sér.) 1898, p. 321; H. E. Ziegler, Trav. de l'Institut Solvay **3** (1), 1900.

allem hat man ihr die Fähigkeit zugeschrieben, automatische und reflektorische Bewegungen zu vermitteln. In den von Remak und Bidder gefundenen Ganglien des Herzens sah man die Quelle des Herzschlages, im Auerbachschen *Plexus myentericus* den Vermittler des geordneten Ablaufes der Darmperistaltik; sympathische Nervenknoten, wie das Submaxillarganglion, das *Ganglion mesentericum inferius*, galten als Reflexzentren.

An dieser Stelle kann auf die Berechtigung oder Nichtberechtigung dieser Auffassungen nicht näher eingegangen werden. Noch steht die Frage nach der myogenen oder neurogenen Automatie des Herzmuskels zur Diskussion [1]; manche von denen, die zwar dem Herzmuskel die Fähigkeit zur Automatie absprechen, wollen diese auch den Herzganglien nicht zugestehen, glauben sie vielmehr den intrakardialen Nervennetzen zuschreiben zu müssen. Solange hier völlige Klarheit fehlt, ist die Begründung der Ganglienzellenhypothese durch die Erfahrungen am Herzen nicht wohl möglich. In betreff der Automatie des Darmes haben in jüngster Zeit die Untersuchungen von Magnus für die Zentralfunktion des *Plexus myentericus* entschieden, sind also wohl zugunsten der Ganglienzellenautomatie zu verwerten [2]. Hinwiederum ist die lange lebhaft erörterte Reflexfunktion sympathischer Ganglien durch die Arbeiten von Langley mehr wie je in Frage gestellt [3]. Vom obersten Halsganglion des Sympathicus habe ich nachgewiesen, daß es einen gewissen Tonus des *M. dilatator pupillae* unterhält [4].

Mancherlei Beobachtungen auch an wirbellosen Tieren (besonders an Medusen) deuten auf Ganglienzellen als Zentren hin. Indessen glaubt auch hier Bethe ihnen nicht, sondern den Nervennetzen diese Bedeutung zuschreiben zu sollen; die Entscheidung muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben [5]. So viel kann man aber schon heute sagen, daß die Frage nach der Bedeutung der Nervenzellen vermutlich an diesen Objekten, an den Nervenzentren der Wirbellosen und an den peripheren Ganglien der Wirbeltiere, eher zum Austrag gebracht werden wird als an der weit verwickelter gebauten grauen Substanz von Gehirn und Rückenmark.

5. Ein Teil des nervösen Apparates darf schon dann als Zentralorgan anerkannt werden, wenn er auch nur in einer Beziehung Funktionen ausübt, die zu den zentralen gehören, die also ein peripherer Nerv nicht ausüben könnte. Demgemäß sind auch die Spinalganglien nervöse Zentralapparate, wenn auch, wie Ludwig (1852) eingewendet hat [6], in ihnen weder Übertragungen noch das selbständige Entstehen von Erregungen beobachtet worden ist. Denn zweifellos ist ihre trophische Bedeutung für die zu ihnen in Beziehung stehenden Nervenfasern. Da nun die Spinalganglien außer

---

[1]) Die Frage nach dem Sitze der Herzautomatie habe ich im ersten Bande der „Ergebnisse der Physiologie", Abteil. 2, 1902, S. 317 ff. ausführlich erörtert. Die Urheber der Ganglientheorie des Herzschlages sind Joh. Müller (1837) und Volkmann (1844). — [2]) R. Magnus, Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. 102, 349, 1904. M. weist hier nach, daß die spontanen Bewegungen der isolierten Darmmuskulatur an den Zusammenhang derselben mit dem Auerbachschen Plexus gebunden sind. — [3]) J. N. Langley, Ergebnisse d. Physiologie 2 (2), 857, 1903. — [4]) O. Langendorff, Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., 38. Jahrg., 1900. — [5]) G. Romanes, Philos. Transact. 166, 269, 1876 u. 167, 659, 1877; A. Bethe, Allg. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems. S. 408 bis 456. Leipzig 1903. (Dort auch die weitere Literatur). — [6]) C. Ludwig, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen. S. 125. Heidelberg 1852.

den ein- und austretenden Hinterwurzelfasern nur Nervenzellen enthalten, müssen diese es sein, die den trophischen Einfluß ausüben, also nach dieser Richtung hin zentrale Leistungen vollführen.

6. Eine wesentliche Stütze findet die Ganglienzellenhypothese in den Reflexerscheinungen, die uns begreiflicher werden, wenn wir die zentrale Vermittelung zwischen den afferenten und den efferenten Fasern in das Protoplasma der Nervenzellen verlegen. Der später zu besprechende Reflexversuch von Bethe am Taschenkrebs lehrt allerdings, daß reflexähnliche Erscheinungen bei Wirbellosen auch ohne Hilfe von Ganglienzellen stattfinden können. Aber hier liegen die anatomischen Verhältnisse ganz anders wie beim Wirbeltier, bei dem wegen der Art des Ursprungs der motorischen Fasern die Erregung unter allen Umständen die Zelle passieren muß.

Das Studium der Reflexe enthüllt eine Reihe von Eigenschaften des Zentralorgans, die nur dann auf die zentralen Fibrillengeflechte bezogen werden könnten, wenn man zugäbe, daß diesen weitgehende Sonderrechte vor den Fibrillen der peripheren Nervenfaser eingeräumt sind.

Dahin gehört die Tatsache der Reizsummation, die auf eine Aufspeicherung der Reize hindeutet, die wir bei den peripheren Nerven durchaus vermissen. Ferner die Verzögerung der Leitung, die sich in der Größe der Reflexzeit ausspricht. Käme die Reflexübertragung durch direkte Fibrillenleitung in der grauen Substanz zustande, so wäre dieser Zeitverlust schwer verständlich. Löst aber, wie wir behaupten, der bei einer motorischen Nervenzelle auf afferenter Bahn anlangende Impuls einen protoplasmatischen Prozeß aus, der seinerseits erst zur Erregung der efferenten Faser führt, so wäre das Bestehen einer Art von Latenzzeit der Nervenzelle und damit die Verzögerung der Reizleitung wohl verständlich.

Daß eine Auslösung der Reflextätigkeit im Reflexzentrum und nicht eine einfache Fortleitung stattfindet, kann kaum ernstlich bezweifelt werden [1]). Die Größe und Ausdehnung der reflektorischen Reaktion bei geringfügigster Reizenergie wäre sonst nicht verständlich. Findet aber Auslösung statt, so kann eine solche nur auf Grund eines Vorrates von potentieller Energie stattfinden. Zu einem solchen Kraftmagazin ist aber das Protoplasma der Nervenzellen ungleich geeigneter als die Substanz der Nervenfibrillen. In peripherischen Nerven finden kaum Auslösungen von erheblicher Größe statt.

Die Annahme eines mit Stoffvorräten ausgestatteten Schaltorgans würde auch die Erscheinungen der Reflexhemmung und Reflexbahnung im Sinne der gegenwärtig herrschenden Ansichten über den Zusammenhang der Funktion mit dissimilatorischen und assimilatorischen Prozessen zu deuten gestatten, wobei freilich zu beachten bliebe, daß diese Art der Deutung keineswegs die einzig mögliche ist.

Endlich spricht zugunsten der Beteiligung der Nervenzellen beim Reflex die später noch genauer zu behandelnde Irreciprozität der Reflexleitung. Beim Bestehen einer direkten Fibrillenleitung ist diese unverständlich, da man den Fibrillen ein doppelsinniges Leitungsvermögen zuschreiben muß,

---

[1]) Siehe dazu W. P. Lombard, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 451; ferner E. Steinach, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 78, 298, 1899. St. fand die negative Reflexschwankung sehr viel stärker als die negative Schwankung am direkt gereizten Nerven.

während bei Einschaltung eines protoplasmatischen Zellkörpers in den Erregungsweg die Richtung ganz wohl einseitig bestimmt sein könnte.

Ich habe diese aus dem Studium der Reflexerscheinungen sich ergebenden Gründe für die Ganglienzellenhypothese an dieser Stelle mehr andeuten als ausführen können. Die dabei in Betracht kommenden Tatsachen sollen später eingehender behandelt werden.

2. Allgemeine Zentralfunktionen.

I. Die Reflexerscheinungen.

1. Geschichtliches.

Daß Reflexbewegungen bereits seit den ältesten Zeiten bekannt gewesen sind und die Beachtung der Ärzte gefunden haben, ist sicher. Erst spät aber sind sie ihrem Wesen nach erkannt und von anderen mit ihnen mehr oder weniger verwandten Erscheinungen unterschieden worden [1]).

Die Alten haben sie zu den Sympathien (oder Consensus) gerechnet, ein Sammelbegriff, unter dem sehr verschiedenartige Lebenserscheinungen zusammengefaßt wurden. Das Bild der Reflexion für die unwillkürlichen, auf nicht empfundene Sinnesreize eintretenden Bewegungen scheint zuerst Descartes (1649) gebraucht zu haben [2]). Der Ausdruck kehrt dann häufig wieder, so schon bei Th. Willis (1664), dann bei Astruc (1743), Unzer (1771). Da diese Autoren eine Fülle von Beispielen solcher reflektierter Bewegungen anführen, so Willis die Bewegungen der Ohren und das Schreien von Tieren bei plötzlichen Schalleindrücken, Astruc den Husten bei Reizung der Bronchialschleimhaut, das Niesen bei Reizung der Nasenhöhle, den Lidschluß, die *Ejaculatio seminis*, die Zahnkrämpfe der Kinder, liegt keine Veranlassung vor, die Entdeckung der Reflexbewegungen Prochaska (1784 und später) zuzuschreiben, der allerdings, wie übrigens schon Swammerdam (1737/1738), die reflektorischen Reaktionen Schlafender auf Reize gekannt hat und auf die ähnlichen Erscheinungen bei Apoplektikern und bei geköpften Menschen und Tieren hingewiesen, im übrigen aber, wie aus seinem Lehrbuch der Physiologie hervorgeht, nur sehr wenig klare Vorstellungen von dem Wesen der Reflexe gehabt hat [3]). Weit wertvoller sind die zahlreichen Beobachtungen und die Experimente, die wir R. Whytt (1751) verdanken [4]). Er zuerst stellt, entgegen den älteren Autoren, welche die Nervenanastomosen oder die Ganglien als Orte des Übertritts der sensiblen Erregung auf die motorische Bahn angesehen hatten, die Bedeutung des Rückenmarkes für gewisse Reflexe fest, nach dessen Zerstörung er die Abwehrbewegungen geköpfter Frösche verschwinden

[1]) Eingehendere Darstellungen der Geschichte der Reflexlehre finden sich bei F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems etc. Übers. v. J. A. Hein, 1, 259, Leipzig 1847; J. Cayrade, Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes. Paris 1864, p. 1—37; M. Neuburger, Die historische Entwickelung der experimentellen Gehirn- und Rückenmarksphysiologie vor Flourens. Stuttgart 1897, S. 282 bis 294. Besonders ausführlich ist C. Eckhards Geschichte der Entwickelung der Lehre von den Reflexerscheinungen. Seine Beitr. z. Anat. und Physiol. 9, 29 ff., 1881. — [2]) R. Descartes, Les passions de l'âme. Paris 1649, p. 21 et p. 53. Vgl. E. du Bois-Reymond, Gedächtnisrede auf Johannes Müller, 1858. Abgedruckt in den „Reden", 2. Folge. Leipzig 1887. (Die Zitate aus Descartes finden sich hier S. 317). — [3]) G. Prochaska, Physiologie oder Lehre von der Natur des Menschen. Wien 1820; z. B. S. 85 u. S. 99. Longet zitiert: Prochaska, Opera omnia. Vindob. 1800, P. II, p. 150; andere Anführungen bei Eckhard, S. 49; vgl. auch A. L. Jeiteles, Prager Vierteljahrsschr. f. prakt. Heilkunde 4, 50, 1858. — [4]) R. Whytt, The works of R. W. publ. by his son. Edinburgh 1768. Der Essay über die unwillkürlichen Bewegungen ist aus dem Jahre 1751.

sieht[1]); er kennt und berücksichtigt die Shockerscheinungen, die bei Durchschneidung des Rückenmarkes eintreten; er teilt das Rückenmark in zwei Teile und erkennt, daß jeder von beiden reflektorische Bewegungen vermittelt; er beschreibt die reflektorische Absonderung der Tränen und des Speichels; auch die „psychische" Speichelsekretion ist ihm nicht fremd. Man hat hervorgehoben, daß Whytt der Empfindung eine maßgebende Rolle beim Zustandekommen der Reflexe beigemessen habe und daß deshalb die Ansichten Prochaskas ihm gegenüber einen wesentlichen Fortschritt bedeuten[2]). Ich kann indessen nicht finden, daß Prochaska die Mitwirkung der Empfindung bei allen Reflexen abgelehnt und daß Whytt sie für alle angenommen habe. Des letzteren „sentient principle" darf nicht einfach mit Empfindung identifiziert werden.

Unter den späteren vivisektorischen Versuchen zur Reflexlehre kommt denen von Legallois (1812) eine besonders große Bedeutung zu, der zuerst bei Säugetieren die reflektorischen Leistungen isolierter Rückenmarkssegmente untersucht hat[3]). Freilich spricht er von „sensations" und ist sogar im Zweifel, ob man es nicht mit einer Mitwirkung des Willens bei den am isolierten Hintertier ausgelösten Bewegungen zu tun habe.

G. Blane, der nach M. Halls Ausspruch der Wahrheit am nächsten gekommen ist, hat ähnliche Versuche angestellt; außerdem beobachtete er an einer anencephalen Mißgeburt, daß sie saugte und schluckte, Urin und Fäces entleerte, beim Kitzeln der Fußsohle das Knie beugte usw.; auch beobachtete er Reflexe an Insekten nach Abreißen des Kopfes[4]). Sehr klar betont ferner Mayo (1823), daß ein Eindruck von einem sensiblen auf einen Bewegungsnerven nur durch Vermittelung des Teiles des nervösen Zentrums übertragen werden könne, mit dem sie beide zusammenhängen, und er erläutert dies durch seinen Versuch, das Zentrum des Pupillarreflexes zu umgrenzen[5]). Die Beobachtungen und Versuche von Calmeil (1828) erstrecken sich auf Insekten, Reptilien, Vögel, Säugetiere und Menschen; sie bringen nichts wesentlich Neues, zeigen aber, daß er richtige Vorstellungen von der reflektorischen Tätigkeit des Rückenmarks gehabt hat[6]).

Hatte sich so die Lehre von den Reflexerscheinungen allmählich entwickelt, so bedurfte es doch noch, um ihr ihre Stellung im physiologischen Lehrgebäude zu sichern, der ordnenden Geister. Noch wurden die Reflexe vielfach mit anderen Erscheinungen zusammengeworfen und verwechselt, mit denen gemeinsam sie früher zu den Sympathien gerechnet worden waren. Noch trat die Scheidung der auf den äußeren Reiz ohne Zutun des Bewußtseins erfolgenden Bewegungsreaktion von den auf Grund von Empfindungen eintretenden Willenshandlungen nicht immer deutlich hervor. Hier Klarheit geschaffen zu haben, ist das Verdienst von Marshall Hall und Joh. Müller[7]).

---

[1]) Dieser „Fundamentalversuch" der Reflexlehre stammt allerdings nach Whytts eigener Angabe (a. a. O., p. 290) ursprünglich von Hales. — [2]) Prochaska sagt (s. Longet, a. a. O., S. 261): „Es ist gewiß, daß Empfindungseindrücke unbewußt sich auf Bewegungsnerven reflektieren können." — [3]) Oeuvres de César Legallois, Avec des notes de M. Pariset 1 (1824). Die „Expériences sur le principe de la vie" sind zuerst 1812 veröffentlicht. — [4]) Nach Marshall Hall, s. unten, S. 55. — [5]) H. Mayo, Outlines of Physiol., 4. Edit., 1837. M. reklamiert hier seine Priorität gegen M. Hall und zitiert zu diesem Zwecke seine Angabe in den Anatomical commentaries vom Jahre 1823, p. III, p. 138, wo die oben angeführte Bemerkung und der Pupillenversuch (an der Taube) sich findet. Auch die übrigen von ihm gemachten Beobachtungen lassen M. Halls absprechende Kritik kaum berechtigt erscheinen. — [6]) L. F. Calmeil, Journ. des progrès etc. 11 (1828). — [7]) Die ersten Veröffentlichungen Joh. Müllers und M. Halls geschahen fast gleichzeitig und unabhängig voneinander. Müller entwickelte die Grundzüge der Reflexionslehre im ersten Teile seines Handbuches der Physiologie im Frühjahr 1833, S. 333, und behandelte sie ausführlich in dem 1834 erschienenen zweiten Teile, nachdem bereits Halls Arbeit in den Philosoph. Transact. von 1833 publiziert worden war. Hall hatte aber schon 1832 seine Lehre in der Zoological Society vorgetragen. Eine ausführliche Darstellung der Reflexlehre gaben dann M. Halls Memoirs on

Es erscheint mir unfruchtbar, die Verdienste der beiden Forscher gegeneinander abzuwägen. Beide stützen sich auf ein reiches, teils bekannte Tatsachen verwertendes, teils auf neue Beobachtungen und Versuche gegründetes Material. M. Hall schließt die Sinnesnerven des Gehirns von der Fähigkeit, Reflexe zu vermitteln, aus und lehnt die Mitwirkung von Empfindungen bei ihrem Zustandekommen gänzlich ab. Er nimmt ferner für die Reflexe einen eigenen Teil des nervösen Apparates, das exzitomotorische Nervensystem, in Anspruch, indem er meint, daß die dabei wirksamen afferenten Nerven von den sensiblen, die efferenten von den motorischen verschieden seien. Diese Ansichten werden von Joh. Müller nicht geteilt. Im wesentlichen trägt Müller die Reflexlehre so vor, wie sie gegenwärtig fast allgemein gilt.

2. Begriff und allgemeine Charakteristik der Reflexe.

Als Reflexerscheinungen bezeichnet man alle diejenigen Vorgänge, bei denen die Reizung afferenter (zentripetaler) Nervenfasern unmittelbar und ohne Zutun des Willens die Tätigkeit von efferenten (zentrifugalen) Fasern hervorruft. Gehören diese einem Bewegungsnerven an, so besteht der Reflex in einer Reflexbewegung; sind es Hemmungsfasern — in einer reflektorischen Hemmung; haben sie eine sekretorische Funktion — in einer Reflexabsonderung.

Da in den Nervenstämmen ein Übergang einer Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere, von sensiblen auf motorische Nerven nicht stattfindet, so gehört zum Zustandekommen eines Reflexes ein die afferenten mit den efferenten Fasern verbindendes Mittelglied, das Reflexzentrum. Afferente Fasern, Reflexzentrum und efferente Fasern bilden zusammen den Reflexbogen. Zum Zustandekommen eines Reflexes ist die Integrität des Reflexbogens erforderlich. Daher macht nicht nur eine Unterbrechung der anatomischen Kontinuität und überhaupt der Leitungsfähigkeit der beteiligten Nerven, sondern auch die Zerstörung oder Funktionsunfähigkeit des Reflexzentrums den Reflex unmöglich.

Die auffallendsten und am meisten untersuchten Reflexerscheinungen sind die Reflexbewegungen. Sie werden an den dem Willen unterworfenen Skelettmuskeln (animale Reflexe) wie auch an den ihm entzogenen vegetativen Muskeln (viscerale Reflexe) beobachtet. Auch an den ersteren kommen sie immer ohne Zutun eines auf ihre Ausführung gerichteten bewußten Antriebes zustande, sie gehören in die Reihe der unwillkürlichen Bewegungen. Zwar kann die Ausführung der Bewegungsreaktion (durch kinästhetische Empfindungen, Muskelsinn) zum Bewußtsein kommen, doch ist dies nicht erforderlich. Der die Reflexbewegung hervorrufende, auf das zentripetale Element des Reflexbogens wirkende Reiz kann eine Empfindung erzeugen, doch ist, wenigstens bei den niederen Reflexen, das Bewußtwerden des Reizes für deren Entstehung nicht notwendig.

---

the nervous system, London 1837, deutsch herausgegeben und mit Erläuterungen und Zusätzen versehen von G. Kürschner, Marburg 1840; das erste Memoir ist identisch mit dem in den Phil. Transact. veröffentlichten; das zweite war in der Roy. Society 1837 gelesen, aber in die Transactions nicht aufgenommen worden. Vgl. ferner: M. Hall, Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems. Deutsch von Fr. J. Behrend, Leipzig 1842. Joh. Müllers endgültige Ansichten sind niedergelegt im Handbuch der Physiologie des Menschen 1, 4. Aufl., Koblenz 1844, S. 608 ff.

Beispiele von Reflexbewegungen sind: Der Lidschluß bei Berührung des Auges (afferente Bahn: *Nn. ciliares trigemini*, efferente Bahn: Orbicularisäste des *N. facialis*); Husten bei Reizung der Kehlkopfschleimhaut (*N. laryngeus sup. vagi* — *N. thoracici* und *lumbales*); Niesen bei Reizung der Nasenschleimhaut; Streckung des Beines im Kniegelenk beim Beklopfen der Patellarsehne u. a. m. In allen diesen Fällen handelt es sich um Reflexe an quergestreiften Muskeln, die auch vom Willen in Tätigkeit gesetzt werden können. Unwillkürliche Muskeln sind bei folgenden Reflexbewegungen beteiligt: Zusammenziehung der Pupille bei Lichteinfall ins Auge (Reflex vom *N. opticus* auf den den *M. sphincter iridis* innervierenden Zweig der *N. oculomotorius*); Blutdruckerhöhung bei Reizung der Haut (sensible Hautnerven — vasomotorische Nerven); Erektion der Brustwarze beim Streichen der Areola. Zuweilen sind bei einem Reflex willkürliche und dem Willen entzogene Muskeln zugleich beteiligt: Lidschluß und Pupillenverengerung bei starker Belichtung des Auges; Zittern und „Gänsehaut" (*Musc. arrectores pilorum*) bei Abkühlung der Haut. Manche aus quergestreiften Fasern bestehende Muskeln, wie der *Cremaster* und der *Tensor tympani*, lassen sich reflektorisch, in der Regel aber nicht willkürlich zur Zusammenziehung bringen.

Sekretorische Reflexe sind: die Tränenabsonderung beim Vorhandensein eines Fremdkörpers im Bindehautsack; die Speichelabsonderung bei chemischer Reizung der Mundschleimhaut; das Schwitzen bei gewissen Hautreizen u. a. m.

Eine reflektorische Erregung von Hemmungsnerven findet statt bei der durch Reizung des Darmes entstehenden Verlangsamung des Herzschlages (sensible Fasern des Bauchsympathicus — herzhemmende Vagusfasern).

Reflektorische Aktionsströme. Da jede Erregung eines Nerven von galvanischen Veränderungen begleitet ist, die mit ihr durch den Nerv sich fortpflanzen, so darf erwartet werden, daß auch der Ablauf der reflektorischen Erregung mit nachweisbaren elektrischen Erscheinungen verbunden ist. Dies ist in der Tat der Fall. Leitet man den zentralen Stumpf des *N. ischiadicus* eines zur Erhöhung der Reflextätigkeit mit Strychnin vergifteten Frosches zu einem empfindlichen Galvanometer oder Elektrometer ab, so tritt infolge jeder leichten Hautreizung eine negative Schwankung des Demarkationsstromes ein. Eine solche läßt sich auch am unvergifteten Tier beobachten, wenn man von den Ästen des *Plexus ischiadicus* das proximale Ende des einen Astes elektrisch tetanisiert, während einer der beiden anderen mit dem Galvanometer in Verbindung steht. Am reinsten ist der galvanische Ausdruck des Übergangs der Erregung von sensiblen auf motorische Nervenfasern dann zu beobachten, wenn man von einer vorderen (motorischen) Spinalnervenwurzel ableitet und die entsprechende hintere (sensible) Wurzel reizt. Ähnlich wie beim Frosch gelingt auch der Nachweis des reflektorischen Aktionsstromes beim Säugetier[1]).

Zahlreiche Reflexe lassen sich ohne weiteres am gesunden Menschen beobachten. Im natürlichen Schlafe sind viele erhalten; zur Beobachtung eignet sich besonders das schlafende Kind.

---

[1]) E. du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität. — P. Grützner, Pflügers Arch. **25**, 279, 1881. — F. Gotch and V. Horsley, Philosoph. Transact. Roy. Soc. London 1891 B, p. 491. — J. Bernstein, Pflügers Arch. **73**, 375, 1898. — L. Hermann, ebenda **80**, 41, 1900. — E. Steinach, ebenda **78**, 297, 1899.

Beim Tierversuch entfesselt die Entfernung des Gehirns oder Durchschneidung des Rückenmarkes eine Fülle von Reflexen. Von jeher hat besonders der enthirnte Frosch zur Anstellung von Versuchen über die Bedingungen der Reflextätigkeit gedient.

Auch die wirbellosen Tiere zeigen auf ihren höheren Stufen die mannigfaltigsten Reflexerscheinungen. Von wirklichen Reflexen wird man indes nur bei solchen Organismen sprechen können, die ein differenziertes Nervensystem besitzen. Ausgeschlossen sind damit wie die Pflanzen, so auch die Protozoen. Zwar haben manche Forscher auch von „Reflexen ohne Nerven“ gesprochen[1]); Loeb rechnet die Tropismen (Helio-, Chemo-, Geo-, Stereotropismus u. a.) nicht nur bei Tieren, sondern auch bei Pflanzen zu den Reflexen[2]); Driesch zählt dazu auch die auf einen Reiz eintretenden Blattbewegungen der Mimose[3]). Diese Auffassung muß zu einer Verwischung des Reflexbegriffes führen. Wohin gelangt man, wenn man sogar die auf einen lokalen Reiz erfolgende Bewegungsreaktion eines Plasmodiums oder einer Amöbe für eine Reflexbewegung erklärt? Reizbarkeit und Reizleitung machen doch nicht das Wesen des Reflexes aus. Sonst wäre schließlich auch jede auf direkte Reizung erfolgende Muskelzuckung ein Reflex. Nicht einmal das kann für einen solchen entscheidend sein, daß die Bewegungsreaktion an einem von der Reizstelle entfernten Ort eintritt; denn die auf Reizung eines motorischen Nerven erfolgende Muskelreaktion wird doch niemand für eine Reflexbewegung erklären. Richtig ist an der obigen Auffassung, daß die Reflexe eine Form der Reizleitung sind, die man sich als phylogenetisch aus den einfachsten Reizleitungsformen entstanden denken kann. Aber das Charakteristische für jene ist ihr Gebundensein an differenzierte, teils zentripetal, teils zentrifugal leitende, an ihren Enden miteinander verknüpfte, nervöse Gebilde. Solche finden sich aber nur bei den Metazoen. Bei der Pflanze kann man höchstens von reflexähnlichen Vorgängen reden.

Um eine Bewegung als reflektorisch auffassen zu dürfen, muß dargetan werden, daß sie unwillkürlich und als unmittelbare Folge eines Empfindungsreizes entstanden ist. Der alleinige Nachweis, daß ein solcher Reiz ihr voranging und daß sie beim Fehlen eines solchen ausbleibt, würde für den Nachweis ihrer reflektorischen Natur nicht genügen, denn auch unsere Willenshandlungen werden, wenn auch nicht immer unmittelbar, durch äußere, die Empfindungsnerven treffende Reize verursacht. Ob eine Bewegung aber mit oder ohne Zutun des Willens erfolgt, läßt sich ihr ohne weiteres nicht ansehen. Um hierüber zu entscheiden, sind wir teils auf die Selbstbeobachtung angewiesen, teils auf die Beachtung der besonderen Umstände, unter denen sich eine solche Reaktion bei einem beobachteten Objekt vollzieht.

Die Selbstbeobachtung lehrt, daß die Ausführung gewisser Bewegungen mit Vorstellungen verbunden ist und durch sie notwendig bestimmt wird, während dies bei anderen Bewegungen nicht der Fall ist; daß die einen infolge eines uns bewußt werdenden inneren Antriebes eingeleitet und durchgeführt, die anderen höchstens durch einen solchen gehemmt werden können. Sie lehrt ferner, daß manche auf äußere Reize eintretende Bewegungsreaktionen nicht nur ohne bewußten Antrieb, sondern sogar entgegen einem auf ihre Verhinderung gerichteten Willensimpuls ablaufen. Endlich zeigt die Beobachtung an uns selbst, daß auf sensible Reize zuweilen Reaktionen erfolgen, die wir ohne solche selbst durch die größte Willensanstrengung in dieser Weise

[1]) Massart, Zentralbl. f. Physiol. 1902, Nr. 1. — [2]) J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Leipzig 1899, S. 2 ff. — [3]) H. Driesch, Die „Seele“ als elementarer Naturfaktor, Leipzig 1903, S. 9.

nicht erzeugen könnten. Das letztere ist besonders bei solchen Bewegungen der Fall, wo der Willkür gänzlich entzogene Muskeln in Tätigkeit geraten.

Viel schwerer ist es, bei der Beobachtung fremder Objekte darüber ins klare zu kommen, ob eine Bewegung willkürlicher oder reflektorischer Natur ist. Sind die Bedingungen der Art, daß sie das Vorhandensein von Bewußtsein mit Sicherheit ausschließen lassen (tiefer Schlaf, Narkose), und treten auf Empfindungsreize bestimmte Bewegungen mit maschinenartiger Regelmäßigkeit ein, so wird man von Reflexbewegungen sprechen dürfen. Man wird das auch tun müssen, wenn durch Empfindungsreize Glieder in Bewegung gesetzt werden, die infolge einer Gehirnerkrankung sonst ganz untätig bleiben.

In jedem Falle beim gesunden Menschen oder gar bei Tieren zu entscheiden, ob eine Bewegung willkürlich oder unwillkürlich sei, ist schon deshalb unmöglich, weil es eine scharfe Grenze zwischen diesen Bewegungsformen überhaupt nicht gibt, vielmehr Zwischenformen bestehen, die man beliebig der einen oder der anderen Kategorie zurechnen könnte.

Bei den niederen Tieren, bei denen, wenn hier überhaupt von willkürlichen Bewegungen die Rede sein kann, diese viel mehr als bei den höheren Tieren als unmittelbare Folgen von Sinnesreizen auftreten, ist die Entscheidung ganz besonders schwierig. Daher die widerstreitenden Meinungen darüber, ob die ins Licht fliegende Motte nur das Spiel eines phototropen Reflexes ist und ob die sozialen Instinkte der Bienen und Ameisen lediglich auf maschinenmäßigen Reflexbewegungen beruhen[1]).

Wo Bewußtsein und Wille in Frage kommen, versagt die naturwissenschaftliche Analyse. Dies kann aber nicht dazu berechtigen, den Unterschied zwischen willkürlichen Bewegungshandlungen und rein mechanischen Reflexbewegungen zu ignorieren und so zu tun, als ob für den exakten Physiologen, weil dessen Methoden hier nicht anwendbar sind, die Begriffe des Willens und Bewußtseins überhaupt nicht existieren dürften.

Viele Reflexbewegungen finden statt, ohne daß der sie veranlassende Empfindungsreiz zum Bewußtsein kommt.

Dies ist der Fall beim Lidschlag, der anscheinend spontan, in Wahrheit aber doch wohl auf Grund ständig vorhandener Reize erfolgt, die eben dieser Dauer wegen nicht wahrgenommen werden; ferner bei manchen Formen des Erbrechens (*Vomitus gravidarum*); bei gewissen Reflexkrämpfen; wahrscheinlich auch bei den sogenannten tiefen Reflexen, bei denen nur die für ihr Zustandekommen unwesentliche Hautreizung, nicht aber die Erschütterung der Sehne oder des Muskels oder des Knochens gespürt wird; endlich naturgemäß in allen Fällen, wo es sich um Reflexe bei Bewußtlosen und um solche in anästhetischen Gliedern (z. B. bei Querschnittsläsionen des Rückenmarkes) handelt.

Beim wachen und unversehrten Menschen löst indes der reflektorisch wirksame Reiz meistens zugleich eine Empfindung aus, doch ohne daß

---

[1]) A. Forel, Fourmis de la Suisse, Zürich 1874; L'année psychologique 1896. — Romanes, Die geistige Entwickelung im Tierreich, Leipzig 1885. — J. Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen. Intern. wiss. Bibliothek **57**, Leipzig 1883; Die Sinne und das geistige Leben der Tiere; ebenda **67**, Leipzig 1889. — E. Wasmann, Instinkt und Intelligenz im Tierreich, 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1899; Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere, 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1900; Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, Stuttgart 1899. — A. Bethe, Pflügers Arch. **70**, 15, 1898. — J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Leipzig 1899. — W. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie, 5. Aufl., **3**, 258 bis 284, 1903.

diese dabei eine wesentliche Rolle zu spielen braucht. Daß sie hier nur eine Begleiterscheinung ist, geht daraus hervor, daß derselbe Reflex in derselben Weise verlaufen kann, wenn auf irgend eine Weise das Zustandekommen von Empfindungen unmöglich gemacht ist (Pupillenverengerung beim Lichteinfall, die auch in der Narkose eintritt; spinale Reflexe verschiedener Art auch nach Durchschneidung des Rückenmarks).

Demgegenüber ist mehrfach hervorgehoben worden[1]), daß gewisse Reflexe an die Wahrnehmung des Empfindungsreizes derartig gebunden sind, daß dieser für ihr Zustandekommen wesentlich zu sein scheint. Dies gilt z. B. für das reflektorische Niesen und Husten, die nicht zustande kommen sollen, wenn nicht die sie verursachende Reizung der Nasen- oder Kehlkopfschleimhaut empfunden wird. Nach H. Munk[2]) muß man hierher auch die Berührungsreflexe und gewisse andere Sinnesreflexe rechnen, für deren Zustandekommen der Eintritt von Tastempfindung, Lichtempfindung Voraussetzung ist, die daher nach Beseitigung der entsprechenden Teile der Großhirnrinde versagen. Munk betrachtet diese Bewegungen als corticale Reflexe und stellt sie den subcorticalen und den (gemeinen) spinalen, bei denen Empfindungen nicht mitspielen, gegenüber.

Durch ihr unwillkürliches Zustandekommen und ihre unmittelbare Abhängigkeit vom sensiblen Reiz charakterisieren sich derartige Bewegungsreaktionen immer noch unzweideutig als Reflexe. Schwieriger ist die Frage, ob diese Bezeichnung auch für eine andere Kategorie von Erscheinungen anzuwenden sei, bei denen nicht nur Empfindungen, sondern sogar Vorstellungen als integrierende Bestandteile des ganzen Vorganges auftreten.

Eine Menge allbekannter Erscheinungen gehört hierher. Durch den Anblick eines Gähnenden wird Gähnen verursacht, bei dazu disponierten Menschen sogar schon durch die Erwähnung des Gähnens oder durch die Vorführung einer Bewegung, die mit der Gähnbewegung eine entfernte Ähnlichkeit hat; Kinder, denen man eine Hand mit ausgestrecktem Zeigefinger nähert, als wolle man sie kitzeln, müssen oft lachen. Manche Menschen spüren Harndrang, wenn sie das Geräusch des aus einem geöffneten Hahn laufenden Wassers hören. Hierher gehört auch das Erbrechen beim Anblick oder der Vorstellung ekelhafter Speisen, die Erektion und der Samenerguß bei wollüstigen Vorstellungen; ferner vor allem auch der Speichelfluß und die Absonderung von Magensaft beim Anblick oder bei der Erwähnung begehrenswerter Speisen (die sogenannte psychische Sekretion[3]).

Wie leicht die Vorstellung einer Bewegung zur unwillkürlichen Ausführung derselben führen kann, lehrt die Beobachtung mancher Zuschauer beim Billard- oder Kegelspiel, die den Bewegungen der Spielenden mit ähnlichen Bewegungen des eigenen Körpers folgen, sowie die Erscheinungen beim sogenannten Gedankenlesen und Tischrücken (Carpenters ideomotorische Bewegungen).

Der Unterschied dieser Reaktionen und der echten Reflexe liegt darin, daß selbst, wo hier ein Sinnesreiz als *causa movens* vorhanden ist, dieser nicht unmittelbar, sondern erst durch die Hervorbringung von direkten oder

---

[1]) Siehe darüber: Joh. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen **1**, 608 bis 623, 4. Aufl., 1844. — G. Kürschner in Marshall Halls Abhandlungen über das Nervensystem, Marburg 1840, S. 170 bis 173. — [2]) H. Munk, Sitzungsber. Berl. Akad. d. Wissensch. **36**, 692, 1892; **39**, 766 ff., 1893; **44**, 1142, 1896; **48**, 1074, 1903; und: Gesammelte Mitteilungen über die Funktionen der Großhirnrinde, 2. Aufl., Berlin 1890, S. 281 und 301. — [3]) Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden (A. d. Russischen v. A. Walther). O. Cohnheim, Münch. med. Wochenschr. 1902, Nr. 52.

assoziierten Vorstellungen wirksam wird, ja daß ein solcher Reiz der Reaktion gar nicht voranzugehen braucht, da diese in gewissen Fällen schon durch die aus inneren Ursachen erfolgende Reproduktion von Vorstellungen hervorgerufen werden kann[1]). Man könnte zweckmäßigerweise diese Art von Reaktionen als Vorstellungsreflexe bezeichnen.

3. Reflexzentren.

Bei den Wirbeltieren können alle diejenigen Teile des Nervensystems Reflexe vermitteln, in denen afferente mit efferenten Nervenfasern so in Beziehung treten, daß die Möglichkeit eines Übertritts der Erregung der einen auf die anderen gegeben ist. Dies ist lediglich in der grauen Substanz der Fall. Wahrscheinlich kann diese in allen Abteilungen des Zentralorgans eine reflexvermittelnde Wirksamkeit entfalten, als Reflexzentrum dienen. Je nach dem Sitz dieses Zentrums unterscheidet man demgemäß Rückenmarksreflexe (spinale), Kopfmarkreflexe (bulbäre), Mittelhirn-, Sehhügelreflexe usw. (subcorticale Hirnreflexe), endlich Hirnrindenreflexe[2]) (corticale).

Vom Rückenmark läßt sich sagen, daß jeder genügend große Abschnitt desselben, auch isoliert von der Hauptmasse, als Reflexzentrum dienen kann. In der Theorie ist jedes Rückenmarksegment dazu befähigt, wenn man darunter ein Stück Rückenmark versteht, das einem vorderen und dem entsprechenden hinteren Wurzelpaar zugeordnet ist. Tatsächlich kann man bei vielen niederen Wirbeltieren das Rückenmark durch Querschnitte in eine ganze Reihe von gröberen Abschnitten zerlegen, deren jeder einzelne dem entsprechenden Körperteil als Reflexzentrum dient.

Bei den Säugern ist eine solche Zerlegung schon schwieriger, immerhin aber bis zu einem gewissen Grade möglich.

Sicher gilt die Befähigung des Rückenmarkes, die verschiedenartigsten Reflexe zu vermitteln, auch für den Menschen. Durch die gegenteiligen Angaben mancher Chirurgen und Neurologen darf man sich in dieser Überzeugung nicht beirren lassen. Wenn die einen nach totalen Querschnittsläsionen des Rückenmarkes die Sehnenreflexe, andere die Hautreflexe, noch andere alle Reflexe der unteren Körperpartien haben fehlen sehen, so sind doch genügend verbürgte und durch den Sektionsbefund gesicherte Fälle bekannt, in denen auch nach völliger Leitungsunterbrechung die Reflexe mindestens ebenso deutlich und vielseitig gewesen sind wie am unversehrten Körper. Aber selbst wenn dies nicht der Fall wäre, so würde man doch

---

[1]) Über die Assoziation von Vorstellungen und Bewegungen vgl. Joh. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen **2**, 104, Koblenz 1837. H. Ebbinghaus, Grundzüge der Psychologie **1**, 690, Leipzig 1902. — [2]) Über die Möglichkeit wirklicher Hirnrindenreflexe vgl. H. Munk (Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. **44**, 1131 ff., 1896) und E. Jendrássik (Deutsch. Arch. f. klin. Med. **52**, 569, 1894). Daß auch die sympathischen Ganglien Reflexe vermitteln, ist oft behauptet und oft bestritten worden. Diese Frage kann hier nicht erörtert werden; ich verweise auf: C. Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie **9**, 91 ff., 1881 und J. N. Langley im Textbook of Physiology, ed. by Schäfer **2**, 616, 1900 und Das sympathische und verwandte nervöse Systeme der Wirbeltiere (autonomes nervöses System) in den Ergebnissen der Physiologie (herausgeg. von Asher und Spiro), 2. Jahrg., 2. Abt., S. 857, 1903.

nicht zu der unwahrscheinlichen Annahme genötigt sein, daß mit der höheren Organisation die reflektorischen Leistungen des Rückenmarks gegenüber denen des Gehirns immer mehr zurücktreten; man könnte vielmehr die durch Querschnittsverletzungen erzeugte Ohnmacht gerade des menschlichen Rückenmarks entweder der Art des Traumas (Quetschung) zur Last legen oder sie auch auf eine höhere Empfindlichkeit gegen Läsionen beziehen; höchstens wäre vielleicht zuzugeben, daß bei den obersten Gliedern der Tierreihe in größerem Maße als bei den tiefer stehenden sich cerebrale Einflüsse geltend machen könnten, die das Rückenmarksgrau auf derjenigen Stufe der Erregbarkeit erhalten, die es nötig hat, um seine eigensten zentralen Leistungen zu vollbringen [1]).

Viele sind der Ansicht, daß das Kopfmark in der Vermittelung von Reflexen dem Rückenmark sehr überlegen sei. Von einer spezifischen Überlegenheit kann aber nicht die Rede sein. Allgemeine Reflexe vermag nicht nur die Oblongata, sondern auch das isolierte Rückenmark zu vermitteln (s. später). Wenn die Reflexe des Kopfmarks einen vielseitigeren Charakter besitzen, so rührt das davon her, daß hier so viele zu den verschiedensten Verrichtungen des Körpers in Beziehung tretende Nerven ihren Ursprung haben und aufeinander wirken können. Das Bestehen von koordinierenden Reflexzentren von besonders ausgedehntem Wirkungsbereich ist zwar hier oft angenommen und gelehrt, niemals aber bewiesen worden.

Die Erfahrungen an den Wirbellosen lehren, daß auch hier eine rege Reflextätigkeit durch die als nervöse Zentralorgane funktionierenden Teile des Nervensystems vermittelt wird. Bei den Gliedertieren und Würmern mit ausgesprochener Segmentierung des dem Rückenmark homologen Bauchmarkes sind die Reflexzentren der einzelnen Körpersegmente in den entsprechenden Ganglien enthalten. Man findet übrigens bei den Wirbellosen Reflexe auch schon auf denjenigen Entwickelungsstufen, die zwar ein mit Nervenfasern und Ganglienzellen ausgestattetes Nervensystem besitzen, bei denen aber die Zentralisierung desselben noch fehlt, so z. B. bei den Cölenteraten und den Echinodermen [2]).

4. Die Hervorrufung von Reflexen und deren Bedingungen.

a) Reflexreize und Reizungsmethoden.

Als Reflexreize können alle Eingriffe dienen, die zur Erregung sensibler Nerven oder ihrer peripheren Endorgane tauglich sind. Die adäquaten Reize der Sinneswerkzeuge sind hierbei natürlich auf die entsprechenden, auf sie abgestimmten Apparate angewiesen.

Am häufigsten ist die Wirksamkeit der verschiedenen Reizmittel an der Haut geprüft worden; weniger Erfahrungen besitzen wir über die Reizung der Nervenstämme. Daß aber hier wesentliche Unterschiede sich finden werden, ist von vornherein wahrscheinlich.

---

[1]) Vielleicht ist hier an eine Art von cerebraler Reflexbahnung oder eine von den höheren Teilen des Zentralorgans besorgte Ladung der Reflexzentren zu denken. van Gehuchten, Elfter internat. med. Kongreß in Moskau. Neurolog. Zentralbl. **16**, 919, 1897. — [2]) G. Romanes, Philos. Transact. Roy. Soc. **166**, 269, 1876 und **167**, 659, 1877; J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biol. **34**, 298, 1896; **37**, 334, 1899; **39**, 73, 1900; J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Kapitel 2 bis 8. Leipzig 1899; A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 7. Kapitel. Leipzig 1903.

α) Reizung der Haut am Reflexpräparat vom Frosch.

Hier sind mechanische, chemische, thermische und elektrische Reize wirksam.

Für die mechanischen Hautreize gilt der Satz, daß plötzliche, in der gehörigen Stärke eintretende Reize wirksamer sind als allmählich anwachsende.

Schon ein mäßiger, aber schnell ausgeübter Druck auf den Fuß veranlaßt den des Gehirns beraubten Frosch zu Flucht- und Abwehrbewegungen. Läßt man aber den Druck sehr langsam und kontinuierlich wachsen, so kann er bis zur Zermalmung des Gliedes gesteigert werden, ohne Reflexbewegungen zu verursachen [1]).

Auch die plötzliche Aufhebung eines gewohnt gewordenen Druckes kann als Reflexreiz wirken [2]).

Zur chemischen Reizung dienen in der Regel verdünnte Säuren.

Am häufigsten wird sie nach dem von Türck eingeführten Verfahren geübt, das besonders dann gute Dienste leistet, wenn man die Höhe der Reflexerregbarkeit feststellen will [3]). Man taucht dabei die Zehen oder den ganzen Fuß des vertikal aufgehängten Präparates in verdünnte Schwefelsäure und bestimmt mittels eines Metronoms die Zeit vom Beginn des Eintauchens bis zum reflektorischen Herausheben des Fußes. Die Konzentration der Lösung darf sehr gering sein, oft ist schon eine Säure wirksam, die kaum deutlich sauer schmeckt; gewöhnlich reicht eine 0,2 proz. Lösung aus. Je größer die Reflexerregbarkeit, desto früher erfolgt die Reaktion.

Richtet man das Augenmerk mehr auf die Topographie der Reflexe und auf die bei Reizung verschiedener Hautstellen erfolgenden verschiedenartigen Reaktionen, so ist dazu eine Berührung mit einem in verdünnte Säure getauchten Glasstab oder das Auflegen mit Säure getränkter kleiner quadratischer Fließpapierschnitzel besser geeignet [4]).

Auch für die chemischen Reflexreize gilt der Satz, daß sehr allmählich ansteigende Reize keine Reaktion erzeugen. Fratscher konnte in manchen Fällen den durch Säuren oder Laugen von langsam wachsender Stärke hervorgebrachten Reiz bis zur Zerstörung des Gewebes steigern, ohne daß das Tier reagierte. Plötzliche Verstärkung der Konzentration hat dagegen Reflexe zur Folge [5]).

Thermische Reize sind am Froschpräparat öfters geprüft worden [6]). Lombard fand bei Berührung der Schenkelhaut mit einem erwärmten Metallplättchen erst solche Wärmegrade wirksam, die beim Menschen bereits

---

[1]) C. Fratscher, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 9, N. F. 2, 139, 1875. — [2]) M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 1, 228, Lahr 1858/59; Fr. Goltz, Beitr. z. Lehre v. d. Funktionen d. Nervenzentren d. Frosches, S. 5, Berlin 1869. Von ähnlichen Erfolgen berichten: A. Freusberg, Pflügers Archiv 9, 372, 1874 und Ch. S. Sherrington, Philos. Transact. Roy. Soc. London 190 B., 140, 1898. — [3]) L. Türck, Zeitschr. d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte in Wien, 1851, 7. Jahrg., S. 189; J. Setschenow, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarkes im Gehirn des Frosches. Berlin 1863. — [4]) H. Sanders-Ezn, Sitzungsber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Mathem.-phys. Kl. 1867, S. 5. — [5]) Fratscher, a. a. O., S. 130. — [6]) M. Foster, Stud. from the Physiol. Laborat. Cambridge 1, 36, 1873; J. v. Tarchanoff, Bull. Acad. imp. de St. Pétersbourg 16, 226, 1871 und Journ. f. normale u. pathol. Histologie 5, 238, 1872; A. Heinzmann, Pflügers Arch. 6, 222, 1872; W. P. Lombard, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 408.

Schmerz erregen (über 47° C); dagegen fand Foster, daß beim Eintauchen der Zehen in Wasser von nur 30 bis 35° schon Reflexbewegungen entstehen können. Auch Kälte wirkt reflexauslösend.

Jedenfalls ist bei allen thermischen Reizen für den wirksamen Temperaturgrad die Eigentemperatur des Präparates von Bedeutung; daher lassen sich darüber kaum allgemein gültige Angaben machen. Einfluß scheint auch hier die Geschwindigkeit des Temperaturwechsels zu haben; Temperaturschwankungen sollen daher bei sehr langsamer Änderung unwirksam sein [1].

Elektrische Reize sind in der Form tetanisierender Induktionsströme von der Haut aus sehr wirksam. Daß einzelne Induktionsschläge in der Regel erst bei sehr großer Stärke Reflexe erzeugen, unter der Schwelle liegende Einzelreize aber durch Wiederholung wirksam werden können, soll später erörtert werden.

Den tetanisierenden Reiz kann man, wie Stirling [2], der Haut durch zwei das Fußgelenk umschließende Schlingen von feinem Golddraht zuführen oder, was ich vorziehe, dadurch, daß man die Zehenspitzen in ein von parallelen Stromfäden durchflossenes Wasserbad versenkt.

β) Reflexreize an der Haut der Warmblüter.

Am häufigsten dient hier zur Hervorrufung von Reflexen der mechanische Reiz. Dabei ist zu beachten, daß leichte Oberflächenreize oft viel wirksamer sind als tiefe Nadelstiche in die Haut. Beim curarisierten Kaninchen kann man durch Berühren oder Anblasen der Haut mächtige Gefäßreflexe erzeugen, während Brennen der Haut mit dem Glüheisen, Ätzung mit Schwefelsäure, Bepinseln mit Senfspiritus oder Ammoniak meist unwirksam ist [3]. (Über den Kitzelreflex siehe später.)

Von thermischen Hautreizen wirkt beim Menschen am sichersten die Kälte (Berührung der Fußsohlen mit Eisstückchen, Atemreflexe bei Benetzung der Brusthaut mit kaltem Wasser). Wärmereize scheinen Reflexbewegungen nur dann hervorzurufen, wenn sie schmerzhaft sind. Nach hoher Rückenmarksdurchschneidung zeigen Affen und andere Säugetiere lebhafte Reflexäußerungen, wenn man eine Pfote in heißes Wasser taucht [4].

Chemische Reize sind besonders von den Schleimhäuten aus wirksam.

So bewirken Chloroform- und Ammoniakdämpfe von der Nasenschleimhaut aus lange expiratorische Atemstillstände, reflektorische Verlangsamung des Herzschlages und Blutdrucksteigerung; chemische Reizung der Mundschleimhaut Speichelabsonderung und mimische Reflexe; daß auch durch die Magen- und Darmschleimhaut Reflexe besonders im Gebiete der vegetativen Sphäre erzeugt werden, ist bekannt.

Periost, Sehnen usw. werden besonders leicht, vielleicht sogar ausschließlich, durch gewisse mechanische Reize zur Erregung reflektorischer Muskelreaktionen angeregt. Diese, eine eigene Klasse bildenden Phänomene hat man als Klopfreflexe bezeichnet. Sicher ist, daß zu ihrer Hervorrufung elektrische Reizung untauglich ist.

---

[1] C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. 9, 82, 1881,; C. Fratscher, a. a. O., S. 153. — [2] W. Stirling, Ber. über d. Verhandl. d. Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig. Math.-phys. Kl. 26, 372, 1874. — [3] P. Grützner u. R. Heidenhain, Pflügers Arch. 17, 1, 1878. — [4] Ch. S. Sherrington, Proceed. Roy. Soc. London 60, 411 u. 414, 1898.

γ) Reizung des Nervenstammes.

Um vom zentralen Stumpfe durchschnittener Nerven aus Reflexwirkungen zu erzielen, bevorzugt man aus naheliegenden Gründen den elektrischen Reiz. Bei Anwendung von Kettenströmen auf afferente Nerven ist Schluß und Öffnung im wesentlichen nach den Normen des Pflügerschen Zuckungsgesetzes reflektorisch wirksam[1]). Der Strom wirkt jedoch auch während seiner Dauer.

Dies hat am zentralen Vagusstumpf des Kaninchens und Hundes zuerst Grützner gezeigt, der von hier aus durch konstante Durchströmung reflektorische Wirkungen auf Blutdruck und Atmung hervorrufen konnte[2]). Daß der von ihm beobachtete anhaltende Atemstillstand nach Schließung aufsteigender Ströme nicht als eine Nachwirkung der durch den Stromschluß bewirkten Erregung aufzufassen, sondern der Dauer des Stromes zuzuschreiben ist, haben ich und Oldag dadurch bewiesen, daß wir den Nerv sich in die Kette einschleichen ließen und dadurch den Schließungsreiz umgingen[3]).

Am zentralen Vagusstumpf sind übrigens schon sehr schwache (aufsteigende) Ströme zur Erzeugung von Atemstillständen geeignet. Schon die Anlegung einer aus einem Kupfer- und Zinkblechstreifen hergestellten elektrischen Pinzette genügt dazu völlig; leicht erregt den Vagus auch sein eigener Strom[4]). Ströme verschiedener Richtung wirken nicht selten antagonistisch.

Sekundäre Reflexzuckungen beim Auflegen eines sensiblen Froschnerven auf den Muskel eines gereizten Nervmuskelpräparates erhielt Hällstén[5]).

Häufig wiederholte Induktionsschläge bewirken von den zentralen Stümpfen durchschnittener Nerven aus bei Kaltblütern und Säugetieren die allermannigfaltigsten Reflexerscheinungen. Einzelne Schläge sind am Reflexpräparat des Frosches zwar im allgemeinen erst bei sehr großer Intensität wirksam, doch können durch künstliche Steigerung der Reflexerregbarkeit mittels Strychnin oder Kälte[6]) schon sehr schwache Einzelschläge wirksam werden.

Mechanische Reizung zentripetaler Nerven kann ebenfalls zu Reflexerscheinungen führen. Hierbei tritt der Unterschied in der Reizempfänglichkeit zwischen der Haut und dem Nervenstamm oft deutlich hervor; denn um vom *N. ischiadicus* des Frosches Reflexe durch mechanische Einwirkungen (Durchschneidung, Unterbindung, Kneifen mit der Pinzette, Tetanomotor) zu erzielen, sah Hällstén[7]) sich genötigt, zur Strychninvergiftung zu greifen. Die afferenten Vagusfasern des Kaninchens reagieren allerdings auf Unterbindung oder Durchschneidung mit deutlichen Atmungsveränderungen, die ihren Ursprung nicht der Leitungsunterbrechung verdanken, da sie einerseits beim schnellen Durchfrieren der Nerven[8]) ausbleiben, andererseits durch Anlegen neuer Schnitte am zentralen Stumpfe beliebig oft erneuert werden

---

[1]) E. Pflüger, Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Bonn. Berlin 1865; J. Setschenow, Über d. elektr. u. chem. Reizung d. sensiblen Rückenmarksnerven d. Frosches, Graz 1868; K. Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 167. — [2]) P. Grützner, Pflügers Arch. **17**, 215, 1878. — [3]) O. Langendorff und R. Oldag, ebenda **59**, 201, 1894. — [4]) Ph. Knoll, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien **85** (3), 282, 1882 und **86**, 60, 1882; O. Langendorff und R. Oldag, a. a. O. — [5]) Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 316. — [6]) W. Biedermann, Pflügers Arch. **80**, 408, 1900. — [7]) K. Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 94. — [8]) J. Gad, ebenda 1880, S. 9.

können [1]). Reizung des Vagus mittels des mechanischen Tetanomotors von Heidenhain oder rhythmische Dehnung durch eine schwingende Stimmgabel rufen meist exspiratorische Reflexe hervor [2]).

Chemische Reize vermögen vom zentralen Ende des durchschnittenen Hüftnerven des Frosches nicht leicht Reflexbewegungen zu erzeugen [3]); regelmäßiger als das häufig erfolglos gebrauchte Kochsalz wirken hier Normallösungen von KCl und NaJ [4]). Vom zentralen Vagusstumpfe aus werden beim Kaninchen durch chemische Reize lange dauernde exspiratorische Stillstände der Atmung erzeugt. Außer den genannten beiden Salzen ist besonders konzentriertes Glycerin wirksam [5]). Chemische Reizung des zentralen Endes des *N. lingualis* erzeugt reflektorische Speichelabsonderung [6]).

Es ist höchst auffallend, daß die chemischen Reize von zentripetalen Nerven aus vorwiegend Hemmungen erzeugen; Setschenow sah sie die Reflexerregbarkeit herabsetzen, und auch die erwähnten respiratorischen Wirkungen am Vagus charakterisieren sich im wesentlichen als Hemmung der Tätigkeit des Atemzentrums; es scheint, als ob überhaupt durch die Dauerreizung zentripetaler Nerven die Tätigkeit nervöser Zentren eher lahm gelegt als angeregt wird, wie ja auch der Kettenstrom während der Schließungsdauer besonders leicht hemmende Wirkungen entfaltet. Von Reflexen und Reflexreizen darf man deshalb hier eigentlich nicht sprechen.

Daß der Wärmereiz bei warmblütigen Tieren vom Hüftnerven oder Vagus aus kräftige Reflexe hervorbringen kann, hat Grützner [7]) dargetan; Temperaturen von 45 bis 50° C erzeugen reflektorische Blutdrucksteigerung, Herzverlangsamung, Atemstillstand, und zwar ist es nach seinen Beobachtungen nicht der schnelle Temperaturwechsel, sondern die absolute Temperaturhöhe, die erregend wirkt. Kälte schädigt die Leitungsfähigkeit der Nerven und ist deshalb zur Erweckung von Nervenstammreflexen nicht geeignet.

δ) Reizung spezifischer Sinnesapparate.

Wie von der Haut aus am leichtesten durch die Reize Reflexe erzeugt werden, die ihren spezifischen Sinnesendorganen adäquat sind, so erzeugen auch von anderen Sinnesflächen her die hier wirksamen Reize reflektorische Reaktionen. Am besten bekannt und von hervorragender Bedeutung ist in dieser Beziehung der die Netzhaut treffende Lichtreiz, der auf dem Reflexwege Pupillenverengerung, Lidschluß [8]), Tränenabsonderung, Kontraktion der retinalen Zapfeninnenglieder [9]) und viele andere Reaktionen erzeugt.

Auch für den am meisten studierten Pupillarreflex scheint der Satz Geltung zu haben, daß sehr langsam eintretende Zustandsänderungen nicht als Reflexreize

---

[1]) O. Koths u. E. Tiegel, Pflügers Arch. **13**, 84, 1876. — [2]) O. Langendorff, Mitteilungen des Königsberger physiologischen Laboratoriums, herausgegeben von W. v. Wittich, 1878, S. 51; Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1882, Nr. 7. — [3]) C. Eckhard, Zeitschr. f. ration. Medizin, N. F., **1**, 303, 1851; J. Setschenow, Über die elektr. u. chem. Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868. — [4]) P. Grützner, Pflügers Arch. **58**, 96, 1894. — [5]) O. Langendorff, a. a. O., S. 54.; P. Grützner, Pflügers Arch. **17**, 251, 1878. — [6]) E. Wertheimer, Archives de physiologie (5. sér.) **2**, 790, 1890. — [7]) P. Grützner, Pflügers Archiv **17**, 215, 1878. — [8]) C. Eckhard hat nachgewiesen, daß es sich hierbei um einen wahren Retinalreflex handelt und nicht, wie oft angenommen worden ist, um Vermittelung des Reflexes durch den *N. trigeminus*. Zentralbl. f. Physiol. **9**, 353, 1895. — [9]) Th. W. Engelmann, Pflügers Arch. **35**, 498, 1885; A. G. H. van Genderen-Stort, Onderzoekingen Physiol. Laborat. Utrecht, III. R., **10**, 183, 1887.

wirken; denn eine sehr allmähliche, auf viele Sekunden verteilte Steigerung der Lichtintensität ist für die Pupille fast wirkungslos, während ein rasches Ansteigen auf dieselbe Lichtstärke eine bedeutende Pupillenverengung herbeiführt[1]). Sehr beachtenswert ist die Tatsache, daß schon die momentane Belichtung mit einem elektrischen Funken imstande ist, eine, wenn auch nur geringe, Pupillenbewegung hervorzurufen[2]). Schon sehr deutlich ist eine solche wahrnehmbar, wenn das dunkeladaptierte Auge der nur etwa 0,04 Sek. währenden Beleuchtung durch einen Magnesiumblitz ausgesetzt wird[3]). Gerade diese Erfahrungen am Auge legen aber die Frage nahe, ob es für Sinnesapparate (einschließlich derjenigen der Haut) überhaupt Momentreize gibt, ob nicht vielmehr jeder, auch der kürzeste Reiz einen Erregungsvorgang von längerer Dauer im betroffenen Organ auslöst, der die Feststellung, ob so flüchtige Erregungen Reflexe hervorrufen können, unmöglich macht.

Ferner ist das Studium des Pupillarreflexes noch insofern von Wichtigkeit, als es lehrt, daß sicher nicht nur Zustandsänderungen, sondern auch bleibende Zustände andauernde Reflexe erwecken können; die Pupille bleibt bekanntlich eng, solange das Licht auf das Auge einwirkt.

Daß die spezifische Reizung auch anderer Sinnesorgane (Gehörorgan, Riechschleimhaut, Geschmacksorgan) Reflexe auslösen kann, möge hier nur erwähnt sein.

b) Die Angriffsorte der Reflexreize.

Es kann als ausgemacht gelten, daß alle afferenten (zentripetalen) Nervenfasern imstande sind, Reflexe zu vermitteln. Somit steht die ganze empfindende Körperoberfläche mit Einschluß der Sinnesorgane als Angriffsort für Reflexreize zur Verfügung. Ob es auch afferente Fasern gibt, die, ohne zur Vermittelung von Empfindungen fähig zu sein, lediglich den Reflexen dienen (Reflexfasern), ist nicht sicher. Anlaß zur Annahme solcher Nervenfasern haben besonders die Beobachtungen an den die Atmung reflektorisch beeinflussenden Vagi gegeben; doch ist nicht bewiesen, daß sie nicht auch bewußt werdende Empfindungen vermitteln können. Ebenso steht es bei anderen Nerven, besonders solchen des vegetativen Gebietes, bei denen die Reizschwelle für Empfindungen höher liegt als die für Reflexe.

Die natürliche Angriffsfläche für Reflexreize verschiedenster Art ist vor allem die Haut nebst den angrenzenden Schleimhäuten. Indem sie die unwillkürlichen Reaktionen auf Reize vermittelt, wird sie ihrer Aufgabe, dem Körper als Schutzwehr vor allerlei Schädlichkeiten zu dienen, gerecht. Eine direkte Reizung zentripetaler Nervenstämme oder Nervenwurzeln kommt unter natürlichen Bedingungen kaum vor. Wenn wir uns ihrer beim Studium der Reflexvorgänge bedienen, so ist das immer ein Notbehelf, zu dem wir greifen, weil sich dabei die Versuchsbedingungen vereinfachen, die Reize besser abstufen lassen. Doch darf, so wertvoll auch solche Versuche für die Beantwortung gewisser allgemeiner Fragen sind, niemals vergessen werden, daß es sich dabei um abnorme, an das Reflexorgan gestellte Anforderungen handelt und daß eine Identität der vom Nervenstamme aus angeregten Reaktion und des von seiner Endausbreitung aus hervorgerufenen physiologischen oder funktionellen Reflexes[4]) nicht erwartet werden darf. Die grundsätzliche

---

[1]) S. Garten, Pflügers Arch. **68**, 68, 1897. — [2]) M. v. Vintschgau, ebenda **27**, 194, 1882. — [3]) S. Garten, a. a. O. — [4]) Biedermann, Pflügers Arch. **80**, 445, 1900.

Verschiedenheit der beiden Versuchsweisen ist oft betont worden, so von Fick[1]), der hervorgehoben hat, daß durch Hautreizung meist eine geordnete, planmäßige Reihe von Muskelzusammenziehungen folgt, die den Eindruck erwecken, „als reagiere ein überlegendes Wesen auf eine bewußte Empfindung", während bei Reizung der Nervenstämme im wesentlichen auch Zuckungen einzelner Muskeln auftreten, die eher so aussehen, als ob „eine unbeseelte Maschinerie in Tätigkeit gesetzt werde[2])." Wundt[3]) gibt an, daß die Hautreflexe sich vor denen der Nervenstämme durch ihre unregelmäßige Beschaffenheit (des Zuckungsverlaufes, der Zuckungshöhe, der Größe der Latenzzeit) auszeichnen.

Die größere Empfindlichkeit der Haut ist schon den ersten Beobachtern der Reflexbewegungen [Marshall Hall[4]), Volkmann[5])] aufgefallen und später auch von Wundt[6]) behandelt worden. Sie darf als sicher gelten; der Versuch Grünhagens[7]), diese Angaben zu widerlegen, muß als gescheitert angesehen werden, da er bei seinen elektrischen Reizungen weder die ungleiche Stromdichte noch die verschieden großen Leitungswiderstände berücksichtigt hat. Daß indessen unter bestimmten Verhältnissen (im Shock) eine Reizung der hinteren Rückenmarkswurzeln noch wirksam sein kann, wo Hautreize gänzlich versagen, hat Sherrington[8]) angegeben. Offenbar beruht die größere Reflexerregbarkeit der Hautnervenausbreitung darauf, daß hier nicht Nervenfasern, sondern sensible Endorgane gereizt werden, die sich dank ihrer spezifischen Einrichtungen für die Aufnahme schwacher Reize besonders eignen.

Außer der äußeren Haut sind es besonders die Schleimhäute des Atmungs-, Verdauungs- und Urogenitalapparates, deren Reizung zu Reflexen Anlaß gibt, ferner die Bindehaut des Auges, die serösen Membranen (Pleura, Bauchfell), die Sehnen, Aponeurosen, Fascien und Gelenkbänder, das Periost. Daß durch sensible Nerven der Muskeln[9]), auch des Herzmuskels[10]), Reflexe vermittelt werden, ist wiederholt angegeben worden. Auch die Gefäßwand kann zum Ausgangsort reflektorischer Vorgänge werden[11]).

---

[1]) A. Fick, ebenda **3**, 326, 1870. — [2]) Allgemein gültig ist diese Unterscheidung freilich nicht, denn erstens gibt es Hautreflexe, die den Charakter bewußter und überlegter Reaktionen keineswegs besitzen — man denke an den Cremasterreflex und den Bauchdeckenreflex — und dann lassen sich zuweilen auch von Nervenstämmen aus Reflexe erzielen, die nicht nur auf Zuckungen einzelner Muskeln beruhen (Quakreflex beim Frosch bei Dehnung der Hautnervenstämmchen, vollständiger Schluckakt bei elektrischer Reizung des *N. laryngeus superior*). — [3]) W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren, Stuttgart 1876 (2), S. 52. — [4]) Marshall Hall, Abhandlungen über das Nervensystem (a. d. Engl. von G. Kürschner), Marburg 1840, S. 48. — [5]) A. W. Volkmann, Müllers Arch. 1838, S. 25 und Art. Nervenphysiologie in Wagners Handwörterbuch **2**, 544, 1844. — [6]) W. Wundt, a. a. O. — [7]) A. Grünhagen, Lehrbuch der Physiologie **3**, 59. — [8]) Ch. S. Sherrington, Philos. Transact. Roy. Soc. London **109** B., 45, 1898. — [9]) Asp (und Ludwig), Ber. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Math.-phys. Kl. 1867, S. 135. C. Sachs, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874, S. 175. E. A. G. Kleen, Skandin. Arch. f. Physiol. **1**, 247, 1889. E. Tengwall, ebenda **6**, 225, 1895. — [10]) Fr. Goltz, Virchows Arch. f. pathol. Anat. **26**, 1, 1863. E. Cyon und C. Ludwig, Sitzungsber. d. Sächs. Ges. d. Wissensch., Math.-phys. Kl. 1866, S. 307. K. Gurboki, Pflügers Arch. **5**, 289, 1872. L. J. J. Muskens, ebenda **66**, 328, 1897. — [11]) G. Köster und A. Tschermak, ebenda **93**, 24, 1903.

Eine bedeutsame Rolle spielen für die Atmungsregulation die Reflexe der Lunge. Die durch die Haut vermittelten Reflexe sind zu den Sinnesreflexen zu rechnen, zu denen außerdem diejenigen gehören, die von der Netzhaut, vom Gehörorgan, den Bogengangampullen, der Riechschleimhaut, dem Geschmacksorgan aus angeregt werden.

Man könnte daran denken, die Reflexe nach den zum Angriffspunkte des Reizes dienenden Körperstellen oder Organen zu klassifizieren. So könnte man die Hautreflexe den Schleimhautreflexen gegenüberstellen, ferner Knochen-, Sehnen-, Muskelreflexe usw., optische, akustische und andere Reflexe voneinander abgrenzen. Einen wissenschaftlichen Wert hätte eine solche Einteilung aber kaum. Von praktischer Bedeutung ist die von den Klinikern gern gemachte Unterscheidung von Hautreflexen und tiefen Reflexen[1]). Unter letzteren werden alle durch Reizung der unter der Haut befindlichen Gebilde, durch Beklopfen der Knochen oder mechanische Erregung der Muskeln, Sehnen, Gelenke usw. verursachten Reaktionsbewegungen verstanden. Viele weigern sich indessen, diese überhaupt als Reflexe anzuerkennen. Bei der diagnostischen Wichtigkeit dieser Reaktionen dürfte eine kurze Besprechung der hier in Betracht kommenden Tatsachen und Überlegungen am Platze sein.

Die tiefen Reflexe.

Seit der Entdeckung des Kniesehnenreflexes durch Erb[2]) und Westphal[3]) ist eine Fülle von Erscheinungen bekannt geworden, die in dieses Gebiet gehören. Die umfangreiche Literatur ist neuerdings von Sternberg[4]) sorgfältig zusammengestellt und an der Hand zahlreicher eigener Versuche und Beobachtungen kritisch beleuchtet worden.

Von vielen Sehnen aus lassen sich beim Menschen durch Beklopfen mit dem Perkussionshammer Muskelreaktionen hervorrufen; so von der Patellarsehne, der Achillessehne, den Sehnen des Gracilis, *Semitendinosus*, *Tibialis posticus* u. a. m. an der unteren, von der Tricepssehne, von der des *Biceps brachii*, der Fingerstrecker u. a. m. an der oberen Extremität. (Vielleicht ist auch die reflektorische Zuckung des *M. tensor tympani* bei Angabe hoher Töne (Hensen) ein durch frequente Trommelfellschwingungen und deren mechanische Wirkung erzeugter Sehnenreflex.) Ebenso erzeugt die Perkussion vieler Knochen (Kinn, Clavicula, *Spina ant. sup.* des Darmbeines, der vorderen Tibiafläche, der Knöchel usw.), Muskeln und Fascien Zusammenziehungen bestimmter Muskeln und Muskelgruppen.

Der prompte Eintritt dieser Reaktionen hängt meistens von gewissen Versuchsbedingungen ab (Lage der Extremität, Erschlaffung der Antagonisten des in Tätigkeit kommenden Muskels, nach manchen auch von einem gewissen Spannungsgrad desselben u. a. m.); jede von ihnen läßt sich am leichtesten von einer bestimmten Stelle aus hervorrufen, doch sind oft auch andere Stellen in deren Nachbarschaft wirksam (reflexogene Zone von Westphal); fast immer sind mehrere Muskeln an der Zuckung beteiligt.

---

[1]) Vgl. A. Strümpell, Lehrbuch der speziellen Pathologie und Therapie der inneren Krankheiten, 12. Aufl., Leipzig 1899, **3**, 79 u. Deutsch. Arch. f. klin. Medizin **24**, 175. — [2]) W. Erb, Arch. f. Psychiatrie **5**, 792, 1875. — [3]) C. Westphal, ebenda **5**, 803, 1875. — [4]) M. Sternberg, Die Sehnenreflexe und ihre Bedeutung für die Pathologie des Nervensystems, Leipzig und Wien 1893.

Die praktisch wichtigsten dieser auch als Sehnenphänomene und Knochen- (bzw. Periost-) phänomene bezeichneten Reaktionen sind: das Kniephänomen (Kniesehnenreflex, Patellarreflex, Kniestoß, knee-jerk, réflexe rotulien), das beim Beklopfen des *Ligamentum patellae* eintritt und auf einer schnellen Zusammenziehung vor allem des *Musc. quadriceps* beruht; der Achillessehnenreflex (Kontraktion der Gastrocnemiusgruppe beim Klopfen auf die leicht gespannte Achillessehne) — bei gesteigerter Reflextätigkeit entsteht daraus der Fußklonus —; endlich die Periostreflexe beim Beklopfen des Köpfchens des Radius *(Supinator longus* und Biceps) und der Ulna (dieselben Muskeln, außerdem Pronation des Vorderarmes und Beugung des Handgelenkes und der Finger), die allerdings beim gesunden Menschen meist nur schwach sind oder sogar ganz fehlen können.

Schon die beiden Entdecker des Kniephänomens waren verschiedener Ansicht über dessen Natur. Während es Erb für einen einfachen Reflex erklärte, sah Westphal in ihm den Ausdruck einer durch die Erschütterung hervorgerufenen direkten Muskelreizung. Diese letztere Auffassung hat neuerdings wieder mehr an Boden gewonnen[1]); doch sind die Meinungen der Neurologen und Physiologen, die sich damit beschäftigt haben, noch sehr geteilt.

Gegen die reflektorische Natur der Sehnenphänomene werden besonders folgende meist wenig stichhaltige Gründe angeführt[2]):

1. Die überaus kurze Latenzzeit. Sie wird aber von verschiedenen Autoren sehr verschieden hoch angegeben; ferner sind unsere Kenntnisse über die Größe der Reflexzeit im allgemeinen, beim Menschen im besonderen sehr dürftig; auch könnte es Reflexe geben, die eine viel geringere zentrale Übertragungszeit beanspruchen als die gewöhnlich geprüften Hautreflexe, bei denen außerdem wahrscheinlich eine nicht unbeträchtliche Latenzzeit des gereizten Organes zur Vergrößerung der Reflexzeit bedeutend beiträgt.

2. Die Unmöglichkeit, die Bewegung durch genuine Hemmung des zentralen Vorganges zu unterdrücken. Allerdings wird zugegeben, daß die Sehnenreflexe gehemmt werden können; dies soll aber nur durch Innervation antagonistischer Muskeln möglich sein (antagonistische Hemmung im Gegensatze zur genuinen). Dieser Meinung widersprechen aber zahlreiche Erfahrungen. Das Kniephänomen läßt sich zweifellos sowohl hemmen als bahnen, wie die meisten echten Reflexe[3]).

3. Die angebliche Zwecklosigkeit der durch die Sehnenbeklopfung hervorgerufenen Muskeltätigkeit, während die wirklichen Reflexbewegungen bestimmte Zwecke zum Vorteil des Organismus erfüllen. Gegen diese teleologische Argumentation läßt sich sagen, daß es durchaus nicht zum Begriff des Reflexes gehört, daß er zweckmäßig sei — es gibt sogar unzweckmäßige Reflexe — und daß ferner aus der noch nicht aufgefundenen Bedeutung nicht auf die Bedeutungslosigkeit geschlossen werden darf. Übrigens haben Exner[4]) und Sternberg[5]) in den Sehnenreflexen sogar sehr zweckmäßige Schutzreaktionen erkannt.

Zugunsten der Annahme, daß es sich um wahre Reflexe handle, lassen sich außer den bereits angeführten folgende Tatsachen geltend machen:

1. Tiefe Narkose macht die betreffenden Erscheinungen unmöglich, während doch der Erfolg einer direkten Muskelreizung davon nicht beeinflußt werden dürfte.

---

[1]) Unter ihren Vertretern sind zu nennen: A. de Watteville, Zentralbl. f. Nervenheilkunde 1886, S. 353; W. R. Gowers, Diagnostik der Rückenmarkskrankheiten (a. d. Engl. von Bettelheim und Scheimpflug), Wien 1886, S. 28; A. D. Waller, Journ. of Physiol. **11**, 384, 1890; Fr. Gotch, Ebenda **20**, 322, 1896. — [2]) Vgl. M. Sternberg, a. a. O., S. 55. — [3]) Derselbe, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-phys. Kl. **100** (3), 251, 1891. — [4]) Sigm. Exner, Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen, Leipzig und Wien 1894, 1. Teil, S. 126. — [5]) M. Sternberg, Die Sehnenreflexe usw., S. 272.

2. Zerstörung der unteren Partien des Rückenmarkes, Durchschneidung der Oberschenkelnerven oder der entsprechenden vorderen oder hinteren Rückenmarkswurzeln hebt das Kniephänomen auf: der „Reflexbogen“ muß unversehrt sein.

Gegen diese Argumente ist von den Verteidigern der direkten Muskelreizung eingewendet worden, daß man sich die Reaktionsfähigkeit des betreffenden Muskels an das Vorhandensein eines zentralen Tonus geknüpft zu denken habe, der reflektorisch von der Peripherie her unterhalten werde. Die erwähnten Eingriffe würden diesen unterdrücken und damit die Muskelaktion unmöglich machen. Diese angenommene Abhängigkeit ist offenbar eine Hypothese ad hoc und findet keinerlei Analogie in sonstigen Erfahrungen über direkte Muskelreizung.

3. Beim Beklopfen der Sehnen oder Knochen kommen oft ganz entfernt gelegene Muskeln in Aktion, deren Miterschütterung sehr fraglich oder sogar undenkbar ist. Besonders aber tritt, beim Menschen zuweilen, beim Kaninchen in der Regel, der Patellarreflex bei einseitigem Klopfen beiderseits ein. Das ist auch dann der Fall, wenn durch besondere Maßregeln dafür gesorgt wird, daß das Bein der nicht gereizten Seite beim Klopfen nicht der geringsten Erschütterung ausgesetzt wird. Für die kontralaterale Reaktion erkennen auch Anhänger der direkten Reizwirkung die Reflexnatur an, zumal da man die Reflexzeit hier sehr groß gefunden hat[1]). Unter bestimmten experimentellen Bedingungen und bei manchen Erkrankungen kommen sogar ausschließlich gekreuzte, d. h. allein die Gegenseite der Reizung betreffende Sehnenphänomene vor.

Aus alledem folgt, daß zurzeit kein zwingender Grund vorliegt, die Sehnenphänomene und die analogen Erscheinungen für etwas anderes als für Reflexbewegungen zu halten. Zweifelhaft kann man sein, ob der Ausdruck Sehnenreflex das Richtige trifft. Zwar ist, zuerst von Rollett[2]), der Nachweis geführt worden, daß die Sehnen mit Nerven versehen sind; ob diese aber sensibel sind, blieb selbst ihrem Entdecker zweifelhaft, da er durch ihre Reizung (beim Frosch) keine Reflexe erzielen konnte. Nach einigen Forschern soll bei dem Sehnenphänomen die beklopfte Sehne lediglich eine passive Rolle spielen und durch die Übertragung der Erschütterung auf den Knochen und die Muskeln zum Reflex führen[3]). Bemerkenswert ist in bezug darauf die Tatsache, daß nur die mechanische Reizung der Kniesehne die Quadricepszuckung auslösen kann, ihre elektrische Reizung dagegen ohne jeden Erfolg ist. Aber auch wenn bei diesen Erscheinungen nicht sensible Sehnennerven als Angriffspunkte der Erregung in Betracht kommen sollten, würde dies an der allgemeinen Auffassung derselben als Reflexphänomene nichts ändern.

Hautreflexe beim Menschen.

Sie lassen sich von zahlreichen Stellen der Haut durch geeignete (am besten mechanische) Reizung erzielen. Besonders leicht treten sie bei Reizung der Fußsohle und der Achselhöhle ein. Die untere Extremität ist zu ihrer Hervorrufung geeigneter als die obere.

Diagnostische Wichtigkeit besitzen besonders der Bauchdeckenreflex und der Cremasterreflex. Ersterer besteht in Zuckungen der Bauchmuskeln beim raschen Hinstreichen mit einem stumpfen Instrument (Stiel des Perkussionshammers) über die Bauchdecken; ruft man ihn durch Reizung der Haut der Magengrube hervor, so nennt man diesen Reflex auch Sternalreflex. Der Cremasterreflex (Hebung des Hodens durch Zusammenziehung des *M. cremaster*) wird am leichtesten durch kräftiges Streichen der Innenseite des Oberschenkels ausgelöst.

---

[1]) A. F. Waller, Journ. of Physiol. **11**, 384, 1890. — [2]) A. Rollett, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien **73** (III. Abt.), 1876, S. 34. — [3]) Sternberg, Die Sehnenreflexe usw., S. 54.

Von anderen Hautreflexen seien die folgenden erwähnt: Der Glutäalreflex (Kontraktion des *Glutaeus maximus* bei Reizung der Gesäßhaut); der Brustwarzen- oder Mammillarreflex (Erektion der Brustwarze bei Reizung des Warzenhofes); der Scapularreflex (Zusammenziehung der Rhomboidei bei Reizung der Haut zwischen Wirbelsäule und medialem Schulterblattrande); der Plantarreflex (Dorsalflexion der Zehen beim Streichen über die Haut der Fußsohle); der Scrotalreflex (Kontraktion der *Tunica dartos* bei Reizung der Scrotalhaut); der *Bulbocavernosus*-Reflex (Zusammenziehung dieses Muskels bei Reizung der *Glans penis*); der Lidreflex (Schließung der Lider bei Berührung der Lidhaut, der Augenwimpern, der Bindehaut oder der Hornhaut des Auges).

Anderer Reflexe, besonders der zahlreichen zu den Schleimhäuten, und zwar zu bestimmten Abschnitten derselben in Beziehung stehenden reflektorischen Reaktionen wird an anderen Stellen gedacht werden.

c) Einfluß der Reizstärke und der Reizfolge auf die Reflexbewegung.

α) Reizintensität.

Daß ein Reflexreiz, um wirksam zu sein, einen gewissen Schwellenwert erreichen muß, ist selbstverständlich. Ob dessen Größe dieselbe ist wie die zur Erzeugung einer eben merklichen Empfindung notwendige, ist nicht bekannt. Jedenfalls hängt sie von der Höhe der Reflexerregbarkeit ab, worunter wir, ähnlich wie bei der Erregbarkeit des Nerven oder Muskels, die Labilität des Reflexorgans verstehen, d. h. den Grad der Leichtigkeit, mit der er aus dem Zustande der Ruhe in den der Tätigkeit übergeht. Wie der reziproke Wert des eben merklichen Sinnesreizes ein Maß für den Grad der Sinnesempfindlichkeit darstellt, so wird auch die Reflexschwelle zur Reflexerregbarkeit im umgekehrten Verhältnis stehen. Allgemeine Angaben über die zur Auslösung eines Reflexes gerade hinreichende Reizstärke zu machen, ist nicht wohl möglich; auch im einzelnen liegen nur dürftige Angaben vor.

Für die Haut enthirnter Frösche bezeichnet Fratscher[1]) eine 0,06 prozentige Kalilauge oder eine 0,05 prozentige Schwefelsäure als eben zureichenden Reflexreiz. Steinach[2]) fand bei demselben Tier („Kaltfrosch") für Druckreize die Schwelle bei 2 g. Sehr verbreitet ist die Meinung, daß ein Reiz (z. B. ein elektrischer), der eine Reflexbewegung hervorrufen soll, stärker sein müsse als derjenige, der zur erfolgreichen Reizung eines motorischen Nerven gerade ausreicht. Zahlenmäßige Angaben darüber sind natürlich nur dann von Wert, wenn es sich, wie in den Versuchen Wundts[3]), um vergleichsweise Reizungen vorderer und hinterer Rückenmarkswurzeln oder um die Reizung eines gemischten Nervenstammes in der Kontinuität handelt. Aber auch unter solchen günstigen Versuchsbedingungen ist eine ausreichende Präzision deshalb unerreichbar, weil die zu vergleichenden Nervenfasern doch mit ungleichem Maße gemessen werden müßten, denn der am Bewegungsnerven so gut wirksame einzelne Induktionsschlag ist ein zur Hervorbringung reflektorischer Reaktionen des normalen Tieres ganz untaugliches Mittel. Steigert man aber dessen Reflextätigkeit durch Strychnin oder durch Abkühlung, so ist zwar der Einzelreiz wirksam geworden, aber ein Maß für die normale Reflexerregbarkeit ist seine Stärke nicht mehr.

In einzelnen Fällen und besonders dort, wo man die Reflextätigkeit oft zu prüfen Veranlassung hat, wird man natürlich meist leicht entscheiden können, ob eine ungewöhnliche Erhöhung oder Erniedrigung der Reflexschwelle vorliegt. Wenn

---

[1]) C. Fratscher, a. a. O., S. 157. — [2]) E. Steinach, Pflügers Arch. 63, 513, 1896. — [3]) W. Wundt, Mechanik d. Nerven u. Nervenzentren 2, 19.

gewöhnlich auf einen mäßigen Schlag mit dem Perkussionshammer der Kniesehnenreflex sich einstellt, und ein andermal bereits leichtes Tupfen mit der Fingerbeere genügt, um ihn zu erzeugen, in einem dritten Falle ungewöhnlich kräftige Schläge auf die Patellarsehne ausgeführt werden müssen, so wird man berechtigt sein, aus der Verschiedenheit der nötigen Reizstärke seine Schlüsse zu ziehen.

Eine weitere Frage ist die: in welchem Verhältnis steht bei successiver Reizsteigerung die ausgelöste Reflexbewegung zur Stärke des Reizes? Beim direkt oder indirekt gereizten Muskel nimmt mit zunehmender Reizintensität die Zuckungshöhe zu; nur beim Herzmuskel gilt das Gesetz des: „Alles oder Nichts“, sind also die eben zureichenden Reize zugleich die maximalen. Auch für die Reflexbewegungen sind viele geneigt, dieses letztere Gesetz für gültig zu halten; die meisten stimmen wenigstens insofern damit überein, daß der Reizbereich, innerhalb dessen die Reflexstärke mit der Reizstärke zunimmt, in sehr enge Grenzen eingeschlossen ist [1]). Danach würde der Erfolg der Reizung — soweit er in der Zuckungshöhe des untersuchten Muskels seinen Ausdruck findet — in viel höherem Grade von den Zuständen des Zentralorgans, von der „Ladung“ der Nervenzellen, abhängig sein, wie von der Stärke des gegebenen Reizanstoßes.

Indessen ist doch zu beachten, daß die Zuckungshöhe eines einzelnen Muskels als ein zuverlässiges Maß für die bei der Reflexzuckung freigewordene Energie nicht immer angesehen werden darf. Allgemein wird zugegeben, daß mit wachsender Reizstärke die reflektorische Antwort sich auf eine zunehmende Zahl von Muskeln ausdehnt. Die gesamte ausgelöste mechanische Energiemenge könnte daher bei Vermehrung der Reizstärke erheblich wachsen — und sie tut dies sicher —, ohne daß der einzelne Muskel eine Zunahme seiner Verkürzung erkennen zu lassen brauchte.

Doch bedürfen diese Dinge, ehe weitergehende Schlüsse gezogen werden können, noch genauerer Untersuchung, die freilich, wie ich selbst habe erfahren müssen, auf besondere Schwierigkeiten stößt [2]). Jedenfalls kann die Frage nach der Gültigkeit des obigen Gesetzes nicht durch Versuche entschieden werden, bei denen die Reflexerregbarkeit durch Strychnin oder Kälte künstlich beeinflußt wurde.

β) Refraktärzeit.

Die Übereinstimmung des zentralen Reflexapparates mit dem Herzen soll sich auch auf das Vorhandensein von sogenannten Refraktärperioden erstrecken. Nach der Einwirkung eines erfolgreichen Reflexreizes ist nämlich

---

[1]) W. Wundt, Untersuchungen über die Mechanik der Nerven und Nervenzentren **2**, 125. Stuttgart 1876; K. Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 95 u. 96; W. Biedermann, Pflügers Arch. etc. **80**, 451, 1900; Ch. Sherrington, Phil. Transact. Roy. Soc. **190** B (1898); J. Rosenthal, Biol. Zentralbl. 1884, S. 247; J. Zanietowski, Zentralbl. f. Physiol. **11**, 27, 1897. — [2]) Meine Untersuchungen, die ich ausführlich zu veröffentlichen noch nicht Gelegenheit hatte, sprechen ebenso wie die auf meine Veranlassung von Scheven angestellten Versuche dafür, daß die Reflexbewegungen auch des einzelnen Muskels mit zunehmender Reizstärke wachsen. (Sch. hat sich des Kniesehnenreflexes und abgestufter mechanischer Reize bedient.) Sitzber. Naturf. Ges. Rostock 1905, Febr. Zu demselben Ergebnis gelangte neuerdings G. A. Pari (Arch. ital. de biol. **42**, 109, 1904). J. W. Langelaan (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1903, Suppl., S. 370) hat versucht, die Beziehungen der Reizgröße zum Reflex mathematisch auszudrücken; er fand experimentell innerhalb eines gewissen kleinen Intervalles das Weber-Fechnersche Gesetz annähernd gültig.

gewissen Angaben zufolge das Zentrum gegen die Wiederholung eines solchen Reizes eine Zeitlang unempfänglich; bei rasch einander folgenden Reizen ist deshalb nur jeder dritte, vierte usw. wirksam.

Zuerst scheinen Broca und Richet[1]) auf diese Erscheinung bei Hunden aufmerksam geworden zu sein, die in der Chloralosebetäubung durch Erschütterung des Tisches zu Reflexzuckungen angeregt wurden. Messende Versuche haben Zwaardemaker und Lans[2]) am Lidreflex des Menschen angestellt, der durch optische Reize oder durch Anblasen des Auges ausgelöst wurde. Danach besteht nach der Einwirkung eines einzelnen erfolgreichen Reizes ein Stadium relativer Unempfindlichkeit des Zentrums, das 0,5 bis 1 Sek. dauert und dem noch eine leichte Herabsetzung der Erregbarkeit bis zu 2,5 bis 3 Sek. Dauer folgt. Als relativ ist die Unempfindlichkeit zu bezeichnen, weil Verstärkung des Reizes das refraktäre Stadium einschränkt, während es für schwächere Reize erheblich größer sein kann. Neuerdings fand Zwaardemaker eine Refraktärphase auch beim Schluckreflex[3]). Nach eigenen Untersuchungen muß ich das allgemeine Vorkommen einer Refraktärperiode bei Reflexen in Abrede stellen.

Ähnliche Erscheinungen sind auch an der Großhirnrinde angegeben worden, an der rhythmische Einzelreize nur dann unfehlbar sind, wenn deren Intervall nicht zu klein ist[4]).

γ) Summation der Reize.

Wiederholt ist davon die Rede gewesen, daß der Reflexapparat nur sehr schwer durch einzelne kurze Reizanstöße in Tätigkeit zu setzen ist. Soll ein einzelner Induktionsschlag, der die Peripherie trifft, einen reflektorischen Erfolg haben, so muß er sehr stark sein. Ob übrigens starke Öffnungsinduktionsschläge noch als Einzelreize zu betrachten sind, ist zweifelhaft. Einzeln unwirksame Reize können aber, selbst wenn sie nur schwach sind, durch Wiederholung wirksam werden; die Reflexzentren besitzen also die Fähigkeit, Reize zu summieren.

Auf diese sehr wichtige und für die Unterscheidung der Eigenschaften der zentralen und der peripheren Nervensubstanz so bedeutsame Tatsache zuerst hingewiesen zu haben, ist das Verdienst von Setschenow[5]). Spätere Forscher[6]) haben seine Angaben vollkommen bestätigt. Je schneller die Reizfolge, desto leichter scheint der Erfolg einzutreten. Deshalb sind die frequenten Induktionsschläge, wie sie der übliche Schlittenapparat der Laboratorien liefert, von ganz besonders kräftiger Wirkung.

Hängt man einen enthirnten Frosch so auf, daß die Zehenspitzen in einen mit Wasser gefüllten rechteckigen Trog tauchen, dessen Schmalseiten innen mit stromzuleitenden Platinblechen bekleidet sind, so kann man sehr starke einzelne Induktionsströme durch das Wasser schicken, ohne daß das Präparat reagiert; läßt man aber schnell aufeinander folgende Wechselströme hindurchgehen, so wird schon bei geringen Stromstärken der Fuß aus dem Wasser gehoben. Stirling, der in besonders genauer Weise die die Haut treffenden Reize nach der Intensität und der zeitlichen Folge abstufte und die Bewegungsreaktion des Froschpräparates

[1]) A. Broca et Ch. Richet, Compt. rend. soc. de biol. 1897, p. 333. — [2]) H. Zwaardemaker und L. J. Lans, Zentralbl. f. Physiol. 1899, Heft 13; Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde 1899, Deel II, Nr. 17. — [3]) Onders. Physiol. Laborat. Utrecht. (5) V, 2, S. 145, 1905. — [4]) A. Broca et Ch. Richet, Arch. de physiol. (5. Sér.) 9, 864, 1897. — [5]) J. Setschenow, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868, S. 11. — [6]) A. Fick, Pflügers Arch. 3, 326, 1870; W. Stirling, Ber. d. Ges. d. Wissensch. Leipzig, math.-phys. Kl., 26, 372, 1874; J. Rosenthal, Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1875, S. 419; Ward, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 72.

graphisch verzeichnete, stellte den Satz auf, daß, je mehr die Reizintervalle vergrößert werden, um so beträchtlichere Stromstärken zur Erzielung des Reflexes nötig sind und daß Vermehrung der Reizfrequenz ein weit besseres Mittel zur Herbeiführung eines Erfolges ist als Verstärkung der Stromintensität. Mehr als 1,5 bis 2,5 Sek. dürfen die Intervalle zwischen den Reizen nicht betragen, wenn Reflexe hervorgerufen werden sollen. Die mit diesen Beobachtungen nicht recht in Einklang zu bringende Angabe von Ward, daß innerhalb gewisser Grenzen (Intervalle von 0,05 bis 0,40 Sek.) für die Auslösung des Reflexes nur die Gesamtsumme, nicht die zeitliche Folge der Einzelreize bestimmend sei[1]), ist wahrscheinlich auf besondere Versuchsbedingungen zurückzuführen. Träfe sie zu, so würde der Reflex jedesmal eintreten, wenn eine bestimmte Reizzahl erreicht ist, also früher, wenn rasche, später, wenn langsame Reizfolgen benutzt werden. Nach dem Vorangeschickten würde dies aber nur dann möglich sein, wenn entweder bei den großen Intervallen die Reizintensitäten verstärkt oder wenn überhaupt maximale Reizstärken verwendet werden.

Bei Fröschen, die mit Strychnin vergiftet sind, soll die Fähigkeit zur Summierung der Reflexreize erheblich vermindert sein[2]). Wenn sich dies bestätigt, würde erklärlich sein, daß manche Autoren während der Strychninvergiftung schwache chemische Hautreize wenig wirksam oder zum mindesten weniger wirksam gefunden haben als mechanische, elektrische und andere Reize[3]); denn die reflektorische Wirksamkeit jener beruht wahrscheinlich auf Summation.

Auch bei anderen als elektrischen Reflexreizungen spielt die Summation der Reize durch das Zentralorgan eine Rolle. So bei der Hervorrufung des Kniephänomens durch Beklopfen der Patellarsehne, wo man das Wirksamwerden der an sich ungenügenden mechanischen Einzelreize durch schnelle Wiederholung leicht beobachten kann[4]). Chemische Hautreize werden oft erst nach längerer Dauer wirksam. Vermutlich summieren sich hier die Reize bis zur zureichenden Stärke; es ist indessen nicht sicher, ob die Summation hier im Zentrum und nicht etwa in der Haut stattfindet.

Auf der chemischen Reizung der Haut durch sehr schwache Säure beruht die Türksche Methode zur Prüfung der Reflexerregbarkeit des Frosches. Das Tier zieht die Pfote aus der Säure heraus, wenn der Reiz durch Summation die erforderliche Intensität erreicht hat. Die Geschwindigkeit, mit der dies geschieht, wird um so größer sein, je höher die Reflexerregbarkeit ist. Natürlich ist die Summationszeit wesentlich von der Reflexzeit (s. sp.) verschieden.

Ähnlichen Erscheinungen begegnet man bei thermischen und auch bei mechanischen Dauerreizen. Bei Rückenmarkskranken ist zuweilen ein vorübergehender mechanischer Reiz nicht imstande, einen Reflex auszulösen, wird dagegen wirksam, wenn er — als gleichmäßiger, ununterbrochener Druck — eine Zeitlang andauert. Diese anscheinende Reflexverspätung ist offenbar eine Summationserscheinung.

Neben der zeitlichen Summation ist bei derartigen Reizen nicht selten eine räumliche wirksam. Eine solche spielt bei den sogenannten Strichreflexen eine Rolle. Wenn z. B. durch ein schnelles Hinstreichen über die Bauchhaut eine Zuckung der Bauchmuskeln erzeugt wird, summieren sich offenbar die schnell hintereinander ihren Ort wechselnden Reizantriebe. Zuweilen ist die Kombination räumlicher und zeitlicher Summation ganz besonders zur Hervorrufung von Reflexen geeignet; so beim Kitzeln, wo die

---

[1]) Ward, a. a. O. — [2]) S. Baglioni, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd., S. 229. — [3]) Ältere Angaben s. bei C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **9**, 15, 1881; K. Schlick, Pflügers Arch. **47**, 171, 1890. — [4]) J. Schreiber, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **18**, 284.

Reizung eine Zeitlang fortgesetzt wird und dabei zwar ihren Ort beständig wechselt, doch aber an die bereits berührten Stellen immer wieder zurückkehrt.

Die Summierung elektrischer Reize ist auch bei der reflektorischen Beeinflussung automatischer Zentren nachgewiesen worden. So z. B. für das vasomotorische. Ein einzelner Induktionsschlag, der nach Abtragung des Gehirns das Kopfmark oder Rückenmark trifft, hat keine Wirkung auf den Blutdruck; höchstens, daß ein sehr starker Schlag ihn um ein sehr geringes erhöht. Schon mäßig starke Einzelreize werden aber durch Summation wirksam, wenn sie mit einer Häufigkeit von zwei bis drei in der Sekunde sich wiederholen. Bleibt die Stromstärke dieselbe, so wächst der Effekt mit zunehmender Reizfrequenz bis zu einer gewissen Höhe derselben (20 bis 25 pro Sekunde); will man durch langsamer einander folgende Reize eine gleiche Wirkung erhalten, so muß die Stromstärke gesteigert werden. Im ganzen ist aber zur Erreichung der Gefäßverengerung große Reizfrequenz besser geeignet als Stromverstärkung[1]).

Ähnliche Bedingungen scheinen für die reflektorische Reizung des Atmungszentrums vom Vagus oder anderen Nerven aus zu bestehen[2]).

Auch bei Reizung der motorischen Gebiete der Großhirnrinde erweisen sich einzelne Induktionsschläge erst bei ungeheuren Reizintensitäten wirksam, während Reizfolgen schon bei geringen Stromstärken Erfolg haben[3]).

Endlich sei angeführt, daß ganz ähnlich den Nervenzellen des cerebrospinalen Zentralapparates sich auch die des oberen Halsganglions verhalten, die in den Weg der pupillenerweiternden Fasern des Halssympathicus eingeschaltet sind. Unterhalb des Ganglions sind einzelne Induktionsschläge selten und dann nur bei großer Stärke wirksam, während die aus dem Ganglion entstehenden kopfwärts verlaufenden Nervenfäden auch gegen mäßige Einzelschläge empfindlich sind. In den Versuchen von Mulert ergaben sich für die Reizung der präcellulären Pupillarfasern ähnliche Summationsgesetze, wie sie für die Reflexreize am Froschrückenmark gefunden worden sind. Bei großen Reizintervallen findet eine Summation nicht statt; sie beginnt erst bei Intervallen von 0,5 Sek. und nimmt mit wachsender Reizfrequenz anfangs langsam, später rapide zu. Auch hier wird der Effekt mehr durch Verkürzung der Reizintervalle als durch Vermehrung der Reizzahl oder der Stromintensität gesteigert[4]).

Die Summation der Reize ist eine von den Erscheinungen, durch die sich die zentralen Vorgänge im Nervensysteme als grundsätzlich verschieden von denen in der peripherischen Nervensubstanz darstellen. Im einmal gereizten Nerven klingt der Erregungszustand schnell ab, ohne mehr als eine äußerst flüchtige Nachwirkung zu hinterlassen; die Nervenzelle, die ja vermutlich die Wesensverschiedenheit von Peripherie und Zentrum bedingt, behält nach jeder auch noch so kurzen Reizung einen veränderten Zustand zurück, der nur langsam vergeht und sie anspruchsfähiger macht für einen nachfolgenden Reiz. So wird sie fähig, auf eine Folge von ihr zufließenden Reizen zu antworten, deren jeder einzelne unvermögend ist, sie zur Reaktion zu veranlassen, und von zwei oder mehr einander folgenden wirksamen Reizen die späteren mit stärkeren Entladungen zu beantworten.

Der Ausdruck Summation der Reize darf nicht zu Mißverständnissen Anlaß geben. Um eine Aufspeicherung des Reizes als solchen handelt es

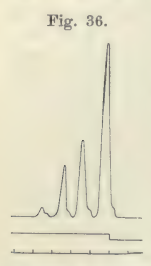
---

[1]) H. Kronecker (u. Nicolaides), Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 437. — [2]) M. Marckwald und H. Kronecker, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 100. — [3]) M. Schiff, Lezioni sopra il sistema nervoso encefalico. Firenze 1874, p. 524; N. Bubnoff und R. Heidenhain, Pflügers Arch. 26, 145, 1881. — [4]) O. Langendorff, Sitzungsber. Naturf. Ges. Rostock 1892; G. Mulert, Pflügers Arch. 55, 550, 1894. Vgl. auch Dastre et Morat, Arch. de physiol. 6, (2) 438.

sich tatsächlich nicht, sondern um das Zurückbleiben eines Restes der durch den Reiz veranlaßten Veränderung in der Zelle, eines Zustandes also, in dem sie erregbarer für eine nachfolgende Reizung ist. Wenn wie beim Herzen auch beim Zentralorgan der motorische Erfolg einer Reizung lediglich durch die Zustände im erregten Organ, nicht aber durch die Reizstärke bestimmt würde, könnte das Reflexzentrum ebensowenig wie das Herz einen Vorteil von einer wirklichen Reizaufspeicherung haben, könnte diese also auch nicht in einer verstärkten Entladung zum Ausdruck bringen. Wohl aber würde es durch die erhöhte Erregbarkeit, in die es ein Reiz versetzte, zu einer stärkeren Reaktion auf den nachfolgenden Anstoß befähigt. Zwischen dem Herzmuskel und dem nervösen Zentralorgan bestände demgemäß in dieser Beziehung, also in der Bedeutung der bei beiden nachweisbaren Summation der Reize, nicht der Unterschied, den man hier feststellen zu müssen geglaubt hat[1]).

Summationserscheinungen bei wiederholten Antrieben treten nicht nur dann auf, wenn die Einzelreize, die den Empfindungsnerven treffen, unter der Schwelle liegen, also für sich nicht wirksam sind, sondern auch dann, wenn jeder bereits eine merkliche Reflexzuckung hervorbringt. Auf solcher Summation beruht das zuerst am Herzmuskel entdeckte Phänomen der „Treppe“. Im Beginn einer Reflexserie steigen nämlich anfangs die Zuckungen oft staffelförmig bis zu der zu erreichenden Maximalhöhe an (Fig. 36.)

Fig. 36.



„Treppe“ bei Reflexbewegungen. Frosch. (Nach Stirling.)

Sehr schön tritt die Summation überminimaler Reize bei dem durch Beklopfen der Patellarsehne erregten Kniephänomen auf, wenn man den Reiz in gleichen Zeitabständen wiederholt. Schreibt man Reihen von Patellarreflexen bei variierter Reizfrequenz auf, so sind die Reflexzuckungen um so höher, je dichter die Reizfolgen sind (Scheven).

Zum Studium der Reizsummation eignen sich auch abgekühlte Frösche, bei denen infolge ihrer erhöhten Erregbarkeit schon mäßig starke einzelne Induktionsschläge Reflexe erzeugen[2]). Läßt man hier zwei gleich starke Reize in nicht zu geringem Abstande einander folgen, so ist die zweite Zuckung stets verstärkt. Für die Größe des Erfolges ist auch hier natürlich einerseits die Reizstärke, andererseits die Dauer des Intervalls entscheidend; die Spur einer schwachen Reizung verwischt sich schneller als die einer starken.

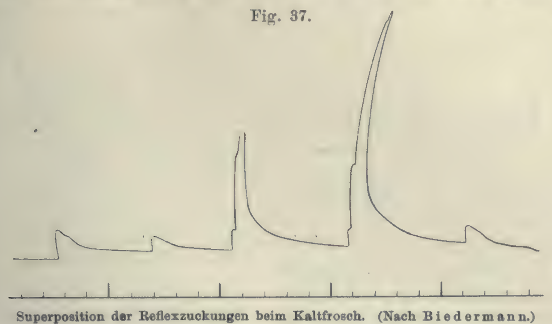
Zur Summation der Reize gesellt sich bei genügend rascher Reizfolge nicht selten eine Superposition der einzelnen Reflexzuckungen. Beim abgekühlten Frosch ist diese besonders leicht zu erhalten, weil bei ihm sich zu der hoch gesteigerten Reflexerregbarkeit eine Verzögerung des zeitlichen Ablaufs der Erregung gesellt. Die Superpositionserscheinungen gestalten sich aber infolge des Eingreifens der Summation hier sehr charakteristisch: schon bei mäßig frequenten Reizserien nimmt nämlich die Höhe der ersten zwei bis fünf Zuckungen außerordentlich rasch zu, so daß ungewöhnlich große Zuckungshöhen erreicht werden[3]).

---

[1]) H. Kronecker, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 285. — [2]) W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 451, 1900. — [3]) Derselbe, a. a. O., S. 458.

Die der Mitteilung von Biedermann entnommene Figur 37 möge das Verhalten bei doppelten und dreifachen Reizen erläutern. Die erste, zweite und fünfte Zuckung sind je durch einen schwachen Öffnungsinduktions-

Fig. 37.



Superposition der Reflexzuckungen beim Kaltfrosch. (Nach Biedermann.)

schlag ausgelöst, die dritte durch zwei, die vierte durch drei ebensolche Reize in der halben Sekunde.

d) Bedingungen der Reflexerregbarkeit.

α) Ermüdbarkeit.

Ob der Reflexapparat bei fortgesetzter Beanspruchung ermüdet, wie schnell dies der Fall, an welche Bedingungen die größere oder geringere Ermüdbarkeit sich knüpft, darüber läßt sich wenig sagen, da systematische Untersuchungen darüber fehlen. Ein Maximum der Reflexleistungen wird man nur bei solchen Versuchsobjekten zu erwarten haben, bei denen der Blutlauf ungestört ist; haben doch die Untersuchungen von Verworn am Strychninfrosch gezeigt, von wie großer Bedeutung für den Eintritt der Reflexermüdung und für die Erholung die Blutversorgung und besonders der Sauerstoff ist [1]). Viele andere Momente werden außerdem ihren Einfluß äußern: die Temperatur (beim Kaltblüter), das Tempo der Reizung (bei periodischen Reflexreihen), die Größe der der Reflexbewegung entgegenstehenden Widerstände u. a. m. Es ist mir nicht zweifelhaft, daß es ein Optimum der Bedingungen gibt, bei dem die regenerativen Prozesse so mit dem Stoffverbrauch Schritt halten, daß eine Ermüdung des Reflexapparates überhaupt nicht eintritt [2]).

Bei kühler Temperatur sah ich den mit Strychnin vergifteten Frosch tagelang im reflektorischen Starrkrampf verharren. Schildkröten können mehrere Tage und Nächte hindurch auf periodisch wiederkehrende Reize mit Reflexbewegungen der Extremitäten antworten, ohne das geringste Zeichen der Ermüdung zu zeigen [3]). Auch ich habe bei solchen Tieren, in Bestätigung

[1]) M. Verworn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd., S. 152. — [2]) Wie ja auch unter geeigneten Bedingungen endlose Reihen von willkürlichen Kontraktionen am Ergographen geschrieben werden können (L. Treves, Pflügers Arch. 88, 7, 1901) und auch rhythmisch-automatische Zentralapparate (Atmungszentrum) ohne Ermüdung arbeiten. — [3]) G. Fano, Arch. ital. de biol. 39, 122, 1903.

der Versuche von Fano, lange Reflexreihen gezeichnet; die 50 Zuckungen der nebenstehenden Figur 38, die ich einem meiner Versuche entnehme, lassen keine Abnahme der Leistungsfähigkeit erkennen [1]).

Scheven hat bei Gelegenheit seiner Untersuchung des Patellarreflexes beim Kaninchen aus mehreren hundert Einzelreflexen bestehende Serien gezeichnet, bei denen Ermüdungserscheinungen erst sehr spät bemerkbar werden.

Allerdings liegen auch gegenteilige Angaben vor. Insbesondere hat die schnelle Erschöpfung mit Strychnin vergifteter Tiere oft zur Annahme einer großen Reflexermüdbarkeit verführt. Sternberg sah Ermüdung bei den Sehnenreflexen [2]), ich selbst bei spinalen Atemreflexen [3]). Natürlich soll auch die Möglichkeit einer Ermüdung des Reflexapparates keineswegs geleugnet werden; es handelt sich nur um die Warnung, sie zu überschätzen und Erfahrungen, die unter ungünstigen Bedingungen gewonnen worden sind, zu verallgemeinern.

Reizmarken

Fig. 38. Reflexreihe. Schildkröte (Hinterbein). Reizung der Zehenhaut alle 10 Sek. durch 1,03 Sek. dauernde Tetanisierung. Eigener Versuch.

β) Sauerstoffzufuhr.

Wie alle Leistungen der Zentralorgane sind auch die reflektorischen von der Zuführung von Sauerstoff abhängig. Für die Reflexe der warmblütigen Tiere gilt dies in weit höherem Maße als für die der Kaltblüter.

Unter den Wirbellosen gibt es anaërobe Tiere, die mehrere Tage lang in gänzlich sauerstofffreien Medien leben und sich lebhaft (vermutlich auch reflek-

---

[1]) Die auffallenden Höhenschwankungen in der beistehenden Kurve entsprechen den von Fano zuerst beschriebenen und auf einen periodischen Wechsel der Reflexerregbarkeit zurückgeführten Oszillationen. — [2]) M. Sternberg, Sitzb. d. Wien. Akad. d. Wiss. 100 (3), 251, 1891. — [3]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 522.

torisch) bewegen können [1]); doch handelt es sich hier um parasitische Würmer, die im Darmkanal von Säugetieren, also in einer fast gar keinen Sauerstoff enthaltenden Atmosphäre, dauernd leben, bei denen also eine Anpassung an diese besonderen Existenzbedingungen angenommen werden darf.

Das Sauerstoffbedürfnis des Frosches ist natürlich von der Temperatur abhängig. Nach Aubert zeigen Frösche in sauerstoffloser Luft bei 2° mehrere Tage lang Reflexbewegungen, bei 6 bis 10° bleiben sie mehr als fünf Stunden, bei 10 bis 20° über zwei Stunden, bei Temperaturen über 25° nur eine halbe Stunde oder noch kürzere Zeit bewegungsfähig. Schließlich tritt in allen Fällen eine tiefe Betäubung und Reflexlosigkeit ein (asphyktische Narkose), während zugleich Nervenstämme und Muskeln ihre Erregbarkeit fast unversehrt bewahrt haben. Ähnliche Erscheinungen werden bei Aufbewahrung der Tiere in einem fast ganz luftleeren, nur mit Wasserdampf gefüllten Raume beobachtet. Werden die Tiere wieder an die Luft gebracht, so stellen sich die Funktionen der nervösen Zentralorgane allmählich wieder ein, schneller, wenn der Aufenthalt im sauerstofffreien Medium nur kurze Zeit, langsamer, wenn er länger gedauert hat. Nach mehrstündigem Aufenthalt bei 15 bis 20° C kann es über 24 Stunden währen, bis die Betäubung weicht [2]).

Diese Beobachtungen erinnern an die Erfahrungen, die man bei Unterbrechung der Blutzufuhr an den Zentralorganen gemacht hat; zwar können diese nicht allein als Folgen der Sauerstoffentziehung gedeutet werden, doch ist diese jedenfalls wesentlich beteiligt. Bei *R. esculenta* erlöschen infolge der Unterbindung der Aorta nach meinen Versuchen die Rückenmarksreflexe bei 15 bis 20° C spätestens in zwei Stunden; der Grasfrosch erstickt schneller; bei ihm soll schon 30 bis 50 Minuten nach Unterbrechung des Blutlaufes die Reflextätigkeit schwinden [3]). In sehr eindringlicher Weise lehren die Bedeutung des Sauerstoffs die Versuche von Verworn [4]), der das Blut des mit Strychnin vergifteten Frosches durch sauerstofffreie Kochsalzlösung verdrängte und bei fortgesetzter Durchspülung in weniger als einer Stunde die Reflexerregbarkeit vollkommen erlöschen sah. Wurde dann statt der O-freien eine mit Sauerstoff gut geschüttelte Salzlösung durch die Gefäße des Tieres hindurchgespült, so erholte sich der Frosch in kürzester Zeit, und die hohe, für die Strychninvergiftung charakteristische Reflexerregbarkeit kehrte sofort wieder.

Daß bei Säugetieren infolge von Verblutung oder Aortenunterbindung die reflektorischen Leistungen des Rückenmarks sehr schnell verschwinden, lehren zahlreiche Erfahrungen. Bei der Verschließung der Bauchaorta, dem sog. Stensonschen Versuch, rührt die schnell eintretende Lähmung von der Anämie des Lendenmarks her. Nimmt man nun an, daß die motorischen Vorderhornzellen in demselben Moment für zentripetale Reflexreize unerregbar werden, in dem sie es für die willkürlichen Bewegungsimpulse sind, so würde

---

[1]) G. Bunge, Zeitschr. f. physiol. Chem. 8, 48, 1883. — [2]) H. Aubert, Pflügers Arch. 26, 293, 1881; 27, 566, 1882. Vgl. auch E. Pflüger, Pflügers Arch. 10, 314, 1875. P. Bert, La pression barométrique, Paris 1878, p. 578. — [3]) P. Bergman, Skand. Arch. f. Physiol. 7, 198, 1897. Vgl. auch S. Ringer u. Murrell, Journ. of Physiol. 1, 72, 1878/1879 und Heubach, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. 5, 6, 1876. — [4]) M. Verworn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd.; Berlin. klin. Wochenschr. 1901, Nr. 5; Die Biogenhypothese, Jena 1903, S. 28.

beim Hunde nur ein Zeitraum von $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Minuten zwischen dem Beginne der Blutleere und dem Erlöschen der Reflexe liegen [1]).

An dieser Stelle muß auch der allerdings nicht unbestrittenen Angabe gedacht werden, daß die durch künstliche Atmung herbeigeführte Apnoe die Reflexkrämpfe mit Strychnin vergifteter Tiere verhindere oder wenigstens verzögere und mildere [2]). Sieht man das Wesen des apnoischen Zustandes mit Rosenthal in einer Hyperarterialisierung des Blutes, so gelangt man zu der Folgerung, daß das sauerstoffreichere Blut die Erregbarkeit der reflektorischen Zentralapparate herabsetzt, wie es ja auch die Tätigkeit des Atemzentrums aufhebt. Ganz klar sieht man indessen in dieser Frage noch nicht; vor allem würden neue Untersuchungen darüber erwünscht sein, welchen Einfluß die Apnoe auf das Zustandekommen der gewöhnlichen Reflexbewegungen ausübt.

Stirling [3]) hat angegeben, daß beim Frosch künstliche Atmung verschiedener Tiefe und Frequenz keinen merklichen Einfluß auf die Reflexerregbarkeit hat; doch wird die Bedeutung dieses Befundes dadurch abgeschwächt, daß sich bei Fröschen selbst durch sehr energische künstliche Atmung Apnoe nicht herbeiführen läßt [4]). Für die Reflexbewegungen der Säugetiere liegen Angaben vor, nach denen es gelingen soll, den reflektorischen Lidschluß, den Herzvagusreflex vom Sympathicus und andere Reflexe durch eine bis zur Apnoisierung fortgesetzte künstliche Atmung zu hemmen oder stark zu schwächen [5]).

Auch Schiff [6]) vermochte durch lebhafte künstliche Respiration mit der selbständigen Atmung zugleich alle Reflextätigkeit zu unterdrücken. Da er aber selbst angibt, daß er sehr hohen Einblasungsdruck dabei verwenden mußte, liegt der Verdacht nahe, daß es sich hier nicht um den Sauerstoff gehandelt habe, sondern um den reflexhemmenden Einfluß der fortgesetzten Lungenaufblasung. Ganz ausgeschlossen ist aber eine solche durch die Lungenvagi vermittelte Hemmung, wenn auch die Reflexe des isolierten Lendenmarks beim Hunde durch die Apnoe unterdrückt werden [7]), oder wenn die nach Abtrennung des Kopfmarks durch Hautreize herbeizuführenden Atmungsreflexe nach lebhafter künstlicher Atmung anfangs ganz ausbleiben und erst allmählich mit wachsender Stärke sich einstellen [8]).

γ) Temperatur.

Bei kaltblütigen Tieren wächst im allgemeinen mit zunehmender Temperatur die Reflexerregbarkeit [9]); ebenso kann man sie bei Warmblütern durch Erwärmung steigern. Doch liegen, wenigstens für den Frosch, Beobachtungen

---

[1]) L. Fredericq, Arch. de biol. **10**, 131; Travaux du Laboratoire **3**, 5, 1889/1890. Colson, ebenda, p. 111. — [2]) J. Rosenthal, Compt. rend. Acad. des sc. **64**, 1142, 1867. W. Leube, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 629. Uspensky, ebenda 1868, S. 522. W. Filehne, ebenda 1873, S. 370. R. Buchheim, Pflügers Arch. **11**, 177, 1875. Brown-Séquard, Arch. de physiol. norm. et pathol. **4**, 204, 1872. Roßbach, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1873, S. 270. L. Pauschinger, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878, S. 401. — [3]) W. Stirling, Verh. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig (Math.-phys. Kl.) **26**, 386, 1874. — [4]) H. Aronson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 267. — [5]) Uspensky, ebenda 1869, S. 401. — [6]) M. Schiff, Appendici alle lezioni sul sistema nervoso encefalico, Firenze 1873, p. 530; übersetzt im Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. **3**, 172, 1875. — [7]) A. Freusberg, Berl. klin. Wochenschr. 1875, S. 666; Pflügers Arch. **10**, 184, 1875. — [8]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 522. — [9]) J. Cayrade, Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes. Thèse. Paris 1864, p. 48. J. Tarchanow und P. Archangelsky, s. unten. H. Winterstein, Zeitschrift f. allg. Physiol. **1**, 131, 1902. Die letztgenannten Autoren beobachteten auf der Höhe der Reflexsteigerung (bei einer Körpertemperatur von 32° nach Winterstein) klonische und an die Strychninvergiftung erinnernde tetanische Krämpfe.

vor, die das Verhältnis zwischen Temperatur und Reflextätigkeit nicht so einfach erscheinen lassen.

Die erste dieser Tatsachen ist die Wärmelähmung[1]). Taucht man einen Frosch in Wasser von 37 bis 38° C, so tritt ein der tiefsten Narkose ähnlicher Zustand ein, in welchem das Tier nicht nur der Spontaneität völlig beraubt erscheint, sondern auch auf die stärksten Empfindungsreize nicht mehr reagiert[2]).

Die Lähmung ist eine zentrale, denn Bewegungsnerven und Muskeln sind noch erregbar; das Herz pflegt freilich still zu stehen; doch wäre das Aufhören des Blutlaufes für sich allein nicht imstande, ein so schnelles Erlöschen der zentralen Funktionen herbeiführen. Es läßt sich auch zeigen, daß die alleinige Erwärmung des Rückenmarks oder einzelner Abschnitte desselben zum Erlöschen aller oder der durch den geschädigten Teil vermittelten Reflexe führt, während dabei die Leitung durch die weiße Substanz erhalten bleiben kann[3]). Die Wärme wirkt also schädigend auf das zentrale Rückenmarksgrau. Kühlt man das Tier beizeiten ab, indem man es in kaltes Wasser setzt, so kehren Reflexe, Atmung und die übrigen Lebenserscheinungen bald wieder. Wie der Frosch verhalten sich auch andere Kaltblüter, während durch Überhitzung warmblütiger Tiere ein ähnlicher Zustand nicht herbeizuführen ist.

Die Ursache der Wärmelähmung erkannte bereits Cl. Bernard, ihr Entdecker, in der akuten Erstickung der Zentralorgane; das Blut der erwärmten Tiere fand er sehr dunkel[4]). Offenbar handelt es sich um eine Beschleunigung der Stoffwechselvorgänge, durch die der disponible Sauerstoff so rapide verbraucht wird, daß der Wiederersatz auf dem gewöhnlichen Wege nicht genügt und die Ausscheidung oder Zerstörung der in überreichem Maße entstehenden Stoffwechselprodukte unmöglich wird. Die mangelnde Blutzirkulation wird natürlich diese schädigenden Einflüsse noch verstärken. In einer sauerstofffreien Atmosphäre erholt sich der durch Wärme gelähmte Frosch auch nach der Abkühlung nicht; ebenso versagt die Abkühlung, wenn sie durch Spülung der Blutgefäße des wärmelahmen Frosches mit kalter, aber O-freier Kochsalzlösung geschieht. Leitet man dagegen kühles sauerstoffreiches Blut durch die Gefäße des Tieres, so kehren die zentralen Funktionen zurück[5]).

Auch bei wirbellosen Tieren wird durch höhere Temperaturen das Reflexvermögen aufgehoben; so z. B. beim Blutegel, beim Regenwurm, bei Käfern (besonders Wasserkäfern) und beim Flußkrebs, der schon in Wasser von 27 bis 30° C seine Reflexe verliert, aber selbst nach Einwirkung einer Temperatur von 32° in kaltem Wasser wieder auflebt[6]).

---

[1]) Cl. Bernard, Leçons sur les anesthésiques et sur l'asphyxie, Paris 1875, p. 91. — [2]) Nach M. Foster, Journ. of Anat. and Physiol. **8**, schwinden die Reflexe des Frosches schon bei 30° C. Nach meinen Erfahrungen kann man Eskulenten in einem auf 30° erwärmten Luftbade mehrere Wochen lang am Leben und bei gutem Befinden erhalten. — [3]) J. Tarchanow, Bullet. de l'Académie des sciences de St. Pétersbourg **16**, 226, 1871. P. Archangelsky, Militärärztl. Journ. Petersburg 1873. Febr., S. 21. (Beide zitiert nach C. Eckhard, Beitr. zur Anat. u. Physiol. **9**, 136, Gießen 1881.) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **22**, 169, 1880. — [4]) Später scheint Bernard über die Ursache der Wärmenarkose anderer Ansicht geworden zu sein. Vgl. seine Vorlesungen über die tierische Wärme, die Wirkungen der Wärme und das Fieber (übersetzt von A. Schuster), Leipzig 1876, S. 351. — [5]) H. Winterstein, Zeitschr. f. allg. Physiol. **1**, 129, 1902. M. Verworn, Die Biogenhypothese, Jena 1903, S. 61. Die Versuche von W. sind allerdings durch die gleichzeitige Strychninvergiftung kompliziert. — [6]) Ch. Richet, Compt. rend. Acad. des sciences Paris **88**, 978, 1879. A. Guillebeau u. B. Luchsinger, Pflügers Arch. **28**, 22, 1882. B. Luchsinger u. C. Arnold in des letzteren Inaug.-Diss. Bern 1880.

Eine weitere Tatsache, die für die Beurteilung des Temperatureinflusses auf die Reflexe Bedeutung hat, ist die Steigerung der Reflexerregbarkeit des Frosches durch Kälte [1]).

Kühlt man einen Frosch (*R. temporaria*) nach Abtrennung des Rückenmarks von der *Med. oblongata* durch Einpacken seines Vorderkörpers in Eis oder durch längere Aufbewahrung im Eisschrank stark ab, so sieht man die durch taktile oder chemische Reize geprüfte Reflexerregbarbeit erheblich über das gewöhnliche Maß hinaus wachsen. Die geringste Reizung der Hinterfußzehen oder anderer Stellen genügt, um lebhafte und energische Reflexbewegungen hervorzurufen; insbesondere ergibt auch die Prüfung mittels des Türckschen Verfahrens eine Zunahme der Anspruchsfähigkeit des Reflexapparates. Schon die flüchtigsten Reize werden mit lange andauernder tonischer Erregung beantwortet.

Die Ursache dieser Erregbarkeitssteigerung wird von den Autoren, die sich damit beschäftigt haben, in sehr verschiedenen Umständen gesucht. Freusberg meint sie auf eine Summation der Reize zurückführen zu können, des Kältereizes, der von den sensiblen Nerven aus das Zentralorgan in eine Art von latenter Erregung versetze, und des zur Prüfung des Reflexvermögens angewendeten Reizes. Den gegenwärtig herrschenden Anschauungen entsprechend würde man vielleicht den von ihm gedachten Vorgang besser als eine Reflexbahnung bezeichnen können. Anderer Meinung ist Biedermann, der die Quelle der Reflexsteigerung in das Zentralorgan selbst verlegt, in welchem durch die Abkühlung eine Veränderung des Stoffwechsels Platz greifen soll. Von den beiden in der lebenden Substanz ständig ablaufenden antagonistischen Prozessen würde durch die Kälte die Dissimilation früher und stärker geschädigt als die Assimilation; daraus ergäbe sich ein Übergewicht der letzteren und mit ihm eine Steigerung der Erregbarkeit. In etwas einseitiger Weise, freilich mit Vorbehalt, versucht v. Baeyer diesen Prozeß lediglich auf eine Sauerstoffspeicherung in den Nervenzellen zu beziehen, die nach seinen Beobachtungen in der Kälte viel bedeutender ist als bei höherer Temperatur.

Trotz der ansprechenden Darlegungen Biedermanns scheint mir die Ursache der Reflexerhöhung in der Kälte noch nicht als in seinem Sinne aufgeklärt gelten zu können, wie ich auch die Ansicht von Freusberg noch nicht als widerlegt ansehen kann. Es ist mir auch zweifelhaft, ob die Versuchsbedingungen von Biedermann einerseits und von Tarchanow und Freusberg andererseits als gleichwertig gelten dürfen.

5. Formen der Reflexbewegung.

Die Reflexzuckung, die man durch Reizung eines sensiblen Nerven mit einem einzelnen Induktionsschlag hervorruft, hat einen ausgedehnteren Verlauf als die von Bewegungsnerven durch denselben Reiz direkt erregte Muskel-

---

[1]) J. v. Tarchanow, Bullet. Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg 16, 233, 1871; Gazette méd. de Paris 1875, Nr. 23 et 34. A. Freusberg, Pflügers Arch. 10, 174, 1874; Arch. für exper. Pathol. und Pharmakol. 6, 49, 1877. W. Wundt, Unters. zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren 2, 56, 1871. W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 408, 1900. H. v. Baeyer, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 265, 1902.

zuckung[1]). Deutlich tritt die Verzögerung ihres zeitlichen Ablaufs hervor, wenn man den Versuch bei Abkühlung des Rückenmarks anstellt; es zeigt sich dann auch, daß sie wesentlich, wenn nicht völlig auf einer Verlangsamung der Muskelerschlaffung beruht[2]). Durch rhythmische Reizung des Nerven erzielt man reflektorischen Tetanus, bei abgekühlten Tieren natürlich schon bei sehr geringer Reizfrequenz.

a) Tonische Reflexe.

Von der Haut aus vermag man bei Fröschen sehr leicht durch nicht allzu kurz dauernde Reize Reflexbewegungen von tetanischem oder tetanoidem Charakter zu erzeugen[3]). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß alle Hautreflexe von dieser Art sind. Oft aber dauert die Kontraktion weit länger als die Reizung; ist dies sehr auffällig, währt die Zusammenziehung ganze Sekunden oder gar minuten- und stundenlang, so spricht man von tonischen Reflexen oder auch von tonischen Reflexkrämpfen. Solche Kontraktionen sind durchaus nicht immer von maximaler Größe.

Besonders leicht erhält man sie bei stark abgekühlten Fröschen, bei denen selbst die flüchtigsten Reize mit tonischer Erregung beantwortet werden[4]). Im Hochsommer andererseits bewirkt nicht selten bei enthirnten Fröschen Streichen der Rückenhaut eine tetanische Zusammenziehung der Streckmuskeln des Rumpfes[5]). Ein besonders lange anhaltender Reflexkrampf ist der Umarmungsreflex des männlichen Frosches bei der Begattung, der vier bis fünf, bei kalter Witterung acht bis zehn Tage andauern kann[6]).

Mechanische oder elektrische Reizung des Trigeminusgebietes bewirkt bei unversehrten oder des Groß- und Mittelhirns beraubten Fröschen einen gekreuzten Reflex: Das Hinterbein der anderen Seite wird im Hüftgelenk stark gebeugt und abduziert, in den übrigen Gelenken mäßig gestreckt, die Schwimmhaut entfaltet. Auch dieser Reflex hat oft einen ausgesprochen tetanischen Charakter[7]). Bei Grasfröschen kann man durch Drücken oder Reiben der Flankenhaut einen tonischen Reflexkrampf hervorrufen, der unter Umständen eine Stunde überdauern kann und der darin sich äußert, daß das Tier mit katzenbuckelartig gekrümmtem Rücken auf den gestreckten Extremitäten unbeweglich stehen bleibt[8]).

Zu den tonischen Reflexen können auch die Strychninkrämpfe gerechnet werden. In einem bestimmten Stadium der Vergiftung bewirken selbst die schwächsten und flüchtigsten Hautreize tetanische Reflexbewegungen. Später brechen, anscheinend ohne veranlassenden Reiz, allgemeine Krämpfe (Strecktetanus) aus, deren reflektorische Natur aber für sicher gehalten wird.

---

[1]) W. Wundt, Unters. zur Mechanik usw. **2**, 23, 1876. Zu beachten ist, daß Wundt sich der Hilfsvergiftung mit sehr kleinen Strychninmengen bedient hat. Einen tetanischen Charakter aller Reflexbewegungen lehnt er aber gegenüber Kronecker und Stirling ausdrücklich ab; siehe H. Kronecker und W. Stirling, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878, S. 23, und W. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie **1**, 82 (Anm.), 5. Aufl., Leipzig 1902. — E. Cyon, Compt. rend. Soc. de biol. 1876. — [2]) W. Biedermann, Pflügers Arch. **80**, 455, 1900. — [3]) Von Tetanus ist nur dann zu sprechen, wenn die Bewegung eine oszillatorische ist und durch Superposition höher ist als eine Zuckung. Es ist zweckmäßig, solche dauernde Zusammenziehungen, die diesen Anforderungen nicht entsprechen, als tetanoide oder Dauerkontraktionen zu bezeichnen. — [4]) W. Biedermann, a. a. O., S. 416; W. Wundt, a. a. O., S. 60. — [5]) Fr. Goltz, Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869, S. 6. — [6]) Derselbe, a. a. O., S. 20. — [7]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 141. — [8]) M. Verworn, Pflügers Arch. **65**, 63, 1897.

Die bei warmblütigen Tieren vorkommenden tonischen Reflexe sind bisher wenig untersucht.

Wir sehen hier ab vom Tonus der Sphincteren und von dem der Irismuskeln und anderen, wahrscheinlich auf reflektorischem Wege unterhaltenen Dauererregungen, ebenso wie auch des Brondgeestschen Muskeltonus beim Frosche nicht Erwähnung geschehen ist, weil an dieser Stelle nur solche Reflexe behandelt werden sollen, die auf accidentelle Reize zurückzuführen sind.

Große Neigung zur Entwickelung tonischer Reflexe zeigen Hunde bei gewissen Graden der Morphiumnarkose, bei denen reflektorisch verursachte Muskelkontraktionen nur sehr langsam zurückgehen[1]). Ein tonischer Reflex ist auch die von Sherrington[2]) unter dem Namen „*decerebrate rigidity*“ beschriebene tagelang andauernde spastische Kontraktion gewisser Muskelgruppen, die bei verschiedenen Säugetieren nach Fortnahme des Großhirns und einigen anderen Verletzungen der Zentralorgane auftritt und zu seltsamen Gliederstellungen führt. Als reflektorisch erweist sich dieser Spasmus dadurch, daß Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln die tonische Zusammenziehung der entsprechenden Glieder aufhebt. Bei solchen Tieren nehmen überhaupt alle Reflexbewegungen leicht einen tonischen Charakter an.

Unter pathologischen Bedingungen treten andauernde Reflexkontraktionen auch beim Menschen auf (tonische Reflexkrämpfe). Der dauernde Lidkrampf (tonischer Blepharospasmus) ist dafür ein Beispiel.

b) Periodische Reflexe.

Häufig ist die reflektorische Antwort auf einen dauernden (zuweilen schon auf einen flüchtigen) Reiz periodischer Natur.

Zuerst scheint Ed. Weber[3]) auf intermittierende Reflexbewegungen aufmerksam geworden zu sein; später hat man erkannt, daß sie sehr häufig vorkommen[4]).

Bei enthirnten Fröschen, deren Haut durch schwache Säure oder elektrisch gereizt wird, ist es fast die Regel, daß der reflektorischen Hauptentladung wiederholte schwächere Bewegungen vorangehen, denen man den Namen der „vorläufigen Reflexe“ gegeben hat. Andere Male wird bei fortdauerndem Reize dieselbe Bewegung mehrmals oder sogar viele Male wiederholt (siehe Fig. 39). Der bekannteste unter derartigen Reflexen ist der Wischreflex, der keineswegs nur bei chemischer, sondern auch bei mechanischer und elektrischer Reizung der Haut auftreten kann[5]); hier sucht das Tier anscheinend durch wiederholte auf die gereizte Stelle der Haut gerichtete Bewegungen den Reiz zu entfernen. Ein leichter andauernder Druck, der auf die Rückenhaut des seines Großhirns beraubten Frosches geübt wird, hat oft ein lange anhaltendes intermittierendes Quaken zur Folge.

Auch bei Säugetieren sind periodische Reflexe nicht selten. Beobachtungen dieser Art sind besonders von Goltz[6]) und Freusberg[7]) nach Versuchen an Hunden mitgeteilt worden. Solche Reflexe finden sich oft schon beim unversehrten Tier; durch Zerstörung des Gehirns oder Durchschneidung des Rückenmarks wird

---

[1]) N. Bubnoff u. R. Heidenhain, Pflügers Arch. **26**, 178, 1881. — [2]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. **60** (1896); Journ. of Physiol. **22**, 319, 1897; in E. A. Schäfers Handbook of Physiol. **2**, 913, 1900. — [3]) Ed. Weber in Wagners Handwörterbuch der Physiol. **3** (2), 19 und 20, 1846. — [4]) L. Türck, Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte in Wien 1850, Heft 3. H. Sanders-Ezu, Arbeiten aus der Physiologischen Anstalt zu Leipzig 1867, S. 28. Setschenow, Über die elektrische und chemische Reizung der Rückenmarksnerven des Frosches, Graz 1868, S. 11. W. Stirling, Berichte Sächs. Ges. d. Wiss., Math.-phys. Kl., **26**, 372, 1874. H. Nothnagel, Virchows Arch. f. pathol. Anat. **49**, 267, 1870. — [5]) A. Fick, Pflügers Arch. **3**, 329, 1870. W. Biedermann, ebenda **80**, 421, 1900. — [6]) Fr. Goltz, ebenda, **8**, 460, 1874; **63**, 371, 1896. Über die Verrichtungen des Großhirns (Gesammelte Abhandlungen), Bonn 1881. — [7]) A. Freusberg, Pflügers Arch. **9**, 358, 1874.

ihr lebhaftestes Spiel entfesselt: der Schwanz macht bei sanftem Streicheln des Rückens oder auch infolge anderer Reize heftige Hin- und Herbewegungen[1]); der Afterschließmuskel zeigt rhythmische Zusammenziehungen, wenn man dem Tiere den Finger in den After steckt; das Hinterbein wird in fortwährendem Wechsel angezogen und ausgestreckt, wenn ein dauernder Druck auf die Zehen ausgeübt wird. Hierher gehört auch der „Kratzreflex" beim Kitzeln der Bauchhaut[2]), das reflektorisch zu erzeugende rhythmische Heben und Senken der Hoden durch periodische Kontraktionen des Cremaster und anderes mehr. Beim Kaninchen kann man durch Tetanisierung des *N. laryngeus inf.* lange Reihen periodischer Schluckbewegungen hervorrufen[3]).

Auch beim Menschen sind viele Reflexäußerungen auf vorübergehende oder dauernde Reize von periodischer oder klonischer Art; besonders gehören hierher aber auch gewisse bei Erkrankungen des Nervensystems sich findende motorische Reizungserscheinungen, die man als klonische Reflexkrämpfe bezeichnet.

Zu den bekanntesten periodischen Reflexen gehört das wiederholte Niesen, Husten und Räuspern, der Singultus (ein klonischer Zwerchfellkrampf), das Augenlidzwinkern (klonischer Blepharospasmus). Auch das Zittern und das Zähneklappern (Kaumuskelklonus) gehören hierher, ebenso das von Ewald[4]) beschriebene Kopfschwingen (eine willkürlich eineingeleitete, reflektorisch sich fortsetzende Rotationsbewegung des Kopfes, die auf frequenten rhythmischen Zusammenziehungen der Nackenmuskeln

Fig. 39.

Periodischer Reflex des Hinterbeins. Schildkröte. Reizung der Zehenhaut mit frequenten Wechselströmen von r' bis r''. Zeitmarken 10''. (Eigener Versuch.)

[1]) Ich sah bei einer Katze mit isoliertem Rückenmark Schwanzwedeln bei leichtem Streichen über die Haut der Kreuzbeingegend; Sherrington (Philos. Transact. **190** [1898]) beim Affen bei Reizung der Schwanzspitze. — [2]) Fr. Goltz, a. a. O.; E. Gergens, Pflügers Arch. **14**, 340, 1877. — [3]) Nach eigener Beobachtung. Siehe auch H. Zwaardemaker, Onderz. Physiol. Laborat. Utrecht (5) V, 150, 1905. Der Entdecker dieser Erscheinung ist Bidder. — [4]) J. R. Ewald, ebenda **44**, 326, 1889.

beruht). Unter pathologischen Bedingungen werden leicht auch die normalen Sehnenreflexe zu klonischen Phänomenen. Von besonderer Wichtigkeit ist der Fußklonus (periodischer Achillessehnenreflex); auch das Kniephänomen kann klonisch werden.

Es liegt nahe, für das periodische Auftreten von Reflexen bei Anwesenheit eines Dauerreizes die oben erwähnte Refraktärzeit verantwortlich zu machen. Doch gilt diese Deutung sicher nicht für alle periodischen Reflexbewegungen.

c) Alternierende Reflexe.

Die periodische Reflextätigkeit eines Gliedes kann so zustande kommen, daß einfach Bewegung und Ruhe einer Muskelgruppe miteinander abwechseln. Nicht selten treten aber antagonistisch wirkende Muskelgruppen in alternierende Aktion. So kann infolge eines Hautreizes eine abwechselnde Reihe von aktiven Beugungen und aktiven Streckungen eines Beines ausgeführt werden, indem mit der jedesmaligen Erschlaffung der Flexoren die Extensoren, mit deren Erschlaffung wieder die Flexoren tätig werden. Man sieht solche Reaktionen sowohl beim Frosch als auch bei warmblütigen Tieren [1]). Diese periodischen Reflexe beruhen natürlich nicht darauf, daß das Reflexorgan auf einen andauernden Reiz mit wiederholter Tätigkeit antwortet, sondern auf einer Wirkung periodischer Reize, indem die durch den ersten Anstoß erfolgende Beugung des Gliedes als Reiz für die Kontraktion der Streckmuskeln, die Streckung wieder als Beugereiz wirkt und so fort, die eine Gliedstellung also reflektorisch die andere auslöst.

Solche abwechselnde Zusammenziehungen antagonistischer Muskelgruppen treten zuweilen an den beiden Hinterbeinen eines Tieres gleichzeitig und gleichsinnig auf (Strampeln beider Beine); in anderen Fällen wird das rechte Bein gestreckt, während das linke sich beugt und umgekehrt, so daß frequente trommelschlägelartige Bewegungen zustande kommen. Bei dieser zweiten Form der alternierenden Reflexbewegung spielen indessen vielleicht Umstände mit, die in das Gebiet der Reflexhemmung und der antagonistischen Innervation gehören.

Auch in anderen Fällen liegt das oben erwähnte Prinzip dem Auftreten periodischer Reflexbewegungen zugrunde, so daß dadurch der Begriff der periodischen Reaktion auf Empfindungsreize in gewisser Beziehung eine Einschränkung erfährt. Andererseits kann es keinem Zweifel unterliegen, daß viele periodische Reflexbewegungen nicht in dieser Kategorie unterzubringen sind.

Auch für gewisse tonische Reflexe hat man geglaubt, einen intermittierenden, durch die Bewegung selbst immer wieder aufs neue erzeugten Reiz annehmen zu sollen; danach würde der dauernde Tetanus der mit Strychnin vergifteten Tiere dadurch zustande kommen, daß die durch einen äußeren Reiz angeregte Reflexbewegung selbst wieder durch Vermittelung der Empfindungsnerven des tätig gewordenen Bewegungsapparates zu einem neuen Reflexreiz wird, der den Tetanus unterhält [2]). Doch wird die Richtigkeit dieser Auslegung, wahrscheinlich mit Recht, bestritten [3]).

---

[1]) A. Freusberg, ebenda 9, 358, 1874. J. Singer, Sitzungsber. Wien. Akad. 89 (3), 1881. W. Biedermann, Pflügers Archiv 80, 421, 1900. — [2]) Silv. Baglioni, Zeitschr. f. allgemeine Physiol. 2, 556, 1903, und Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 193. — [3]) B. Sanderson and Buchanan, Journ. of Physiol. 28 (1902).

6. Ausbreitung der Reflexerregung und Reflexgesetze.

Von jeder afferenten Faser aus, die in das Rücken- oder Kopfmark eindringt, können allerdings sämtliche spinalen und cerebralen Bewegungsnerven in reflektorische Tätigkeit versetzt werden, doch kommt eine gleichzeitige Erregung aller Motoren nur ausnahmsweise und unter ganz bestimmten Bedingungen (z. B. nach Vergiftung mit Strychnin) vor. Für gewöhnlich ist der Ausbreitung der reflektorischen Erregung eine bald engere, bald weitere Grenze gesetzt. Wieviele und welche motorischen Elemente sich jedesmal am Reflex beteiligen, hängt einesteils von der Intensität des angewendeten Reizes, anderenteils von Bedingungen ab, die sich nicht in eine allgemeine Formel fassen lassen. So viel ist sicher, daß die Ausbreitung der in das Mark eingetretenen Erregung nicht dadurch begrenzt ist, daß unveränderliche und starre Strukturen vorhanden sind, die ihr einen bestimmten Weg in vorgeschriebenen Geleisen anweisen, sondern daß ihr unzählige Wege offen stehen, die sich nur dadurch unterscheiden, daß die einen kürzer oder bequemer sind als die anderen. Kürzer können sie sein infolge der anatomischen Nachbarschaft gewisser afferenter und gewisser efferenter Wurzeln. Bequemer werden sie durch die Übung; die oft betretene Bahn wird „eingeschliffen". Welche von den möglichen Wegen aber geübt werden, das hängt von der Tierklasse, von der Gattung, von der Art, ja sogar bis zu einem gewissen Grade vom Individuum ab.

Daraus folgt, daß die reflektorische Erregung sich bei verschiedenen Tieren in sehr verschiedener Weise wird verbreiten können. Auch spielt der Ort des Eintritts derselben in das Mark und außer der schon erwähnten Stärke auch die Form der Reizung eine gewisse Rolle.

Es scheint mir deshalb ein vergebliches Bemühen, Gesetze für die Ausbreitung der Gehirn- und Kopfmarkreflexe aufzustellen. Höchstens lassen sich einige wenige allgemeine Gesichtspunkte angeben.

a) Die Pflügerschen Reflexgesetze.

Auch die bereits vor mehr als 50 Jahren aufgestellten Reflexgesetze von Ed. Pflüger[1]), die so lange Zeit als klassisch gegolten haben, können als Ausdruck der bisher bekannten Tatsachen nicht mehr angesehen werden.

Pflüger hat geglaubt, seine Untersuchung auf den Menschen beschränken zu sollen, weil sich nur hier entscheiden lasse, ob eine bestimmte Bewegung gewollt oder unwillkürlich sei. Aus einer mühevollen Zusammenstellung der bekannt gewordenen „Reflexneurosen" vermochte er bestimmte Regeln für die Leitung der reflektorischen Erregung abzuleiten. Die neuere Physiologie hat das Bedenken, das Pflüger davon abgehalten hat, die an enthaupteten Tieren zu machenden Beobachtungen zu verwerten, nicht mehr. Sie setzt vielmehr voraus, daß auch die Bewegungsleistungen des gehirnlosen Tieres lediglich durch die mechanischen Verhältnisse des zentralen Apparates, nicht aber durch etwas, was man Willen nennen könnte, geleitet werden, und ist eher geneigt, das den Reflexen zuzurechnende Gebiet zu vergrößern, als es einzuengen.

Die Hineinbeziehung der am „spinalen Tier" gemachten Beobachtungen hat nun, was übrigens Pflüger auch nicht anders erwartete, gezeigt, daß eine Ver-

---

[1]) Ed. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der Wirbeltiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen, Berlin 1853.

allgemeinerung der am kranken Menschen gemachten Erfahrungen und der daraus sich ergebenden Gesetzlichkeiten nicht angängig ist. Dazu kommt, daß viele der von Pflüger benutzten Krankheitsfälle nach dem gegenwärtigen Stande der Pathologie ganz andere Deutungen erfahren müssen als vor einem halben Jahrhundert. Ich führe nur an, daß die einen wesentlichen Teil des Materials bildenden Fälle von Trismus und Tetanus heutzutage, wo wir diese Erscheinungen als auf Infektion beruhend erkannt haben, offenbar wesentlich anders ausgelegt werden müssen. Dennoch sind die Pflügerschen Gesetze als Muster einer Ableitung naturwissenschaftlicher Induktionsgesetze noch heute höchst beachtenswert. Ihre Mission, die weitere Erforschung dieses dunklen Gebietes zu fördern, haben sie ohnehin reichlich erfüllt.

Ich teile die Pflügerschen Leitungsgesetze in abgekürzter Form mit; ihre Beziehungen zu den späteren Untersuchungen ergeben sich von selbst.

I. Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe.

Wenn dem Reize, welcher einen peripherischen Empfindungsnerven trifft, Muskelbewegungen auf nur einer Körperhälfte als Reflexe folgen, so befinden sich dieselben ohne Ausnahme und unter allen Umständen auf derjenigen Körperhälfte, welcher auch der gereizte Empfindungsnerv angehört.

II. Gesetz der Reflexionssymmetrie.

Wenn die durch eine gereizte Empfindungsfaser bedingte Veränderung im Zentralorgan einseitige Reflexe bereits ausgelöst hat und, indem sie sich weiter verbreitet, auch Motoren der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte erregt, also doppelseitige Reflexe erzeugt, so werden stets und unter allen Umständen nur solche Motoren innerviert, die auch bereits auf der primär affizierten Seite erregt sind, so daß also doppelseitige Reflexe nie in kreuzender Richtung erzeugt werden.

III. Gesetz des ungleich intensiven Auftretens des Reflexes auf beiden Körperhälften bei doppelseitigen Reflexen.

Sind bei doppelseitigen Reflexen die Bewegungen auf der einen Seite stärker als auf der anderen, so ist das immer diejenige Seite, der die gereizte zentripetale Faser angehört.

IV. Gesetz der intersensitiv-motorischen Bewegung und Reflexirradiation.

Löst ein cerebraler Empfindungsnerv Reflexe aus, so liegt der Ursprung der in Tätigkeit tretenden Motoren entweder im gleichen Niveau mit den gereizten sensiblen Wurzeln oder hinter ihnen; die weitere Ausbreitung des Reflexes geschieht von oben nach unten. Bei spinalen Reflexen schreitet die Erregung dagegen vom primären Reflexniveau nur nach oben fort.

V. Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexionen.

Löst eine Empfindungsfaser Reflexe aus, so können diese, mögen sie einseitig oder doppelseitig sein, nur an drei Stellen auftreten: entweder in Motoren, die mit den gereizten Empfindungsnerven in gleichem Niveau liegen, oder in solchen, die aus der *Medulla oblongata* entspringen, oder in sämtlichen Muskeln des Körpers.

b) Lokale Reflexe und Reflexausbreitung bei wachsendem Reize.

Die häufigste Erfahrung ist die, daß ein schwacher Reiz eine Bewegung ausschließlich des gereizten Gliedes hervorruft[1].

Reizt man beispielsweise die linke Hinterpfote eines Tieres, so bewegt sich zunächst nur diese; es gelingt sogar (z. B. bei der Schildkröte), eine isolierte Reflex-

[1]) Joh. Müller, Handb. der Physiol. d. Menschen **1**, 619, 4. Aufl., 1844. Siehe auch: Calmeil, Journ. des progrès **11**, 90, 1828; zitiert bei F. A. Longet, Anatomie u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von Hein) **1**, 267.

bewegung einer einzelnen Zehe zu erhalten. Hierher gehören auch gewisse Kopfmarkreflexe, z. B. der einseitige Lidschluß bei Berührung der Bindehaut oder Hornhaut eines Auges (beim Kaninchen, Pferd, den meisten Vögeln, bei den Amphibien); bei jungen Kindern bewirkt Streicheln der Wange eine nur gleichseitige Zusammenziehung der mimischen Muskulatur (Lächeln); beim Kaninchen ruft leichtes Reiben der Wangenhaut ein Aufrichten und Auswärtswenden des entsprechenden Ohrlöffels hervor (Filehnes Ohrreflex[1]). Demselben Gesetze folgen auch die tiefen Reflexe beim Menschen, wie der Patellarsehnenreflex.

Die leichte Überleitung der Erregung auf die Bewegungsnerven des gereizten Gliedes erklärt sich aus der Nachbarschaft ihres Ursprungs und desjenigen der erregten Empfindungsnerven. Den obigen Erfahrungssatz hat man daher oft auch so ausgedrückt, daß die schwächsten Hautreize in der Regel nur solche motorische Nerven erregen, die in der Höhe oder in der Nähe der erregten sensiblen und auf derselben Seite des Rückenmarkes entspringen. Sherrington[2]) hat nachgewiesen, daß in der Tat zwischen einer hinteren Rückenmarkswurzel und der ihr entsprechenden vorderen eine besonders nahe Reflexverwandtschaft besteht.

So reflektiert sich beim Affen Reizung der dritten dorsalen Lendenmarkwurzel auf die dritte ventrale, von welcher der Cremaster versorgt wird. Die Strecker des Kniegelenks erhalten ihre motorische Innervation von der vierten und fünften vorderen Lumbalwurzel; demgemäß ruft Reizung der vierten und fünften hinteren Lendenmarkwurzel bez. ihrer Ausbreitung den Kniesehnenreflex hervor.

Wächst die Stärke des sensiblen Reizes, so verbreitet sich die reflektorische Reaktion auch auf andere Teile. Zunächst kann sie sich auf weitere Abschnitte des gereizten Gliedes erstrecken.

Reizt man bei einem Frosch oder besser bei einer Schildkröte (nach hoher Rückenmarksdurchschneidung) eine Zehe eines Hinterfußes, so erhält man bei ganz schwachem (taktilen) Reiz eine isolierte Beugung der gereizten Zehe, erst bei Reizverstärkung beugen sich auch die anderen und der ganze Fuß, bei noch stärkerer dazu der Unterschenkel, schließlich auch der Oberschenkel.

Geht die Erregung auf andere Glieder über, so sind es häufig solche derselben Körperseite, die zunächst in Anspruch genommen werden, und in der Regel sieht man erst bei noch weiter verstärktem Reize die Erregung auch auf Muskeln und Glieder der anderen Seite fortschreiten. Man hat daraus den Schluß gezogen, daß die reflektorische Erregung sich im Rückenmark leichter in longitudinaler als in querer Richtung fortpflanze. Doch lassen zahlreiche Ausnahmen der obigen Regel einen so allgemeinen Ausspruch bedenklich erscheinen.

Beim Frosch tritt allerdings, wie Rosenthal gezeigt hat, die Bevorzugung der gereizten Körperseite bei der Reflexausbreitung deutlich hervor. Reizt man hier beispielsweise die linke Hinterpfote, so bewegt sich zunächst diese allein; verstärkt man den Reiz, so treten dazu auch Bewegungen der linken Vorderpfote; erst bei weiterer Reizvergrößerung gerät auch das rechte Vorderbein, endlich auch das rechte Hinterbein in Aktion[3]). Auch bei der des Gehirnes beraubten Katze

[1]) W. Filehne, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 144. — [2]) C. S. Sherrington, Philosoph. Transact. Roy. Soc. **190** (1898), p. 146 ff. — [3]) J. Rosenthal, Biol. Zentralbl. **4**, 247, 1884; Derselbe und M. Mendelssohn, Neurolog. Zentralbl. **16**, 978, 1897. Rosenthal und Mendelssohn geben an, daß diese Ausbreitungsregel nur dann gelte, wenn das Rückenmark noch im Zusammenhang mit der Oblongata stehe. Ich finde sie bei abgekühlten Fröschen auch nach Fortnahme derselben gültig.

scheint ein solches Verhalten die Regel zu sein. Dagegen gelingt es, nach meiner Erfahrung, bei der Schildkröte (Emys) viel leichter, von einer Hinterpfote aus, außer dieser selbst, auch die der anderen Seite und den Schwanz in reflektorische Tätigkeit zu versetzen, als das gleichseitige Vorderbein.

Daß auch für Säugetiere eine allgemein gültige Regel nicht besteht, zeigen die Erfahrungen von Sherrington[1]), der bei verschiedenen Vertretern dieser Klasse nach hoher Durchschneidung des Rückenmarkes („spinal animal") folgendes beobachtete: Reizung einer Vorderpfote setzt erst diese, dann das Hinterbein derselben Seite und den Schwanz, bei weiterer Reizverstärkung das andere Hinterbein, endlich auch das Vorderbein der anderen Seite in Tätigkeit; dagegen pflegt bei Reizung einer Hinterpfote nach ihr zunächst das andere Hinterbein und der Schwanz, dann das gleichseitige, schließlich das kontralaterale Vorderbein sich am Reflex zu beteiligen.

Weitere Beispiele von Bevorzugung der gereizten Körperseite bei der Reaktion sind folgende: Im Schlaf wird beim Kitzeln eines Nasenlochs stets der Arm derselben Seite zur Abwehr erhoben. Bei Kaninchen, deren Vorderkörper motorisch gelähmt war, aber seine Empfindlichkeit besaß, sahen ich und Scheven Reizung der Conjunctiva eines Auges oder der Haut einer Vorderpfote Reflexbewegungen hervorrufen, die sich auf die gleichnamige Hinterpfote beschränkten.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht auch hervor, daß die Erregung sich im Rückenmark sowohl oralwärts als caudalwärts ausbreiten kann. Nach dem vierten Pflügerschen Gesetze wäre eine Fortleitung spinaler Reflexe nur in aufsteigender Richtung möglich. Es scheint indessen, daß bei Säugetieren die entgegengesetzte sogar leichter eingeschlagen wird.

Wenn die Reflextätigkeit alle vier Extremitäten ergriffen hat, spricht man von allgemeinen Reflexen.

Es ist lange bekannt, daß bei kaltblütigen Tieren eine weitgehende Ausbreitung der reflektorischen Reaktion auch nach Isolation des Rückenmarks eintreten kann[2]). Auch bei Säugetieren ist dies der Fall. Allerdings hat Owsjannikow[3]) zu finden geglaubt, daß beim Kaninchen allgemeine Reflexe nur bei erhaltenem Kopfmark möglich seien; doch ist diese Angabe sicher unrichtig[4]).

c) Bilateral-symmetrische Reflexe.

In gewissen Fällen bleibt schon bei der schwächsten Reizung die Reaktion nicht auf den gereizten Körperteil beschränkt, sondern erstreckt sich, sofern überhaupt ein Erfolg eintritt, auch auf das symmetrische Organ der anderen Seite. Häufig ist hier die Bewegung allerdings schwächer als auf der Reizseite.

Hierher gehört der stets beiderseitige reflektorische Lidschluß beim Menschen und manchen Tieren[5]); die konsensuelle Pupillenverengung bei einseitiger Belichtung; die reflektorische Kontraktion beider Hälften des Zwerchfells[6]), die bei kopfmarklosen Tieren auf Reizung vieler Hautstellen eintritt (obwohl jede Zwerchfellhälfte automatisch auch unabhängig von der anderen und in anderem Rhythmus tätig werden kann). Der Patellarsehnenreflex ist beim Menschen gewöhnlich auf den Schenkel der beklopften Seite beschränkt, doch kommt er auch bilateral vor; bei

---

[1]) C. S. Sherrington, Phil. Transact. Roy. Soc. **190**, 173, 1898. Über das Verhalten von Säugetieren und Vögeln siehe auch J. Cayrade, Recherches crit. et expérim. sur les mouvements réflexes. Paris 1864, p. 69. — [2]) M. Schiff, Lehrbuch der Physiologie des Menschen **1**, 204, Lahr 1858/59. — [3]) Ph. Owsjannikow, Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., 1874, S. 457. — [4]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **22**, 179, 1880; O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1880, Nr. 28. — [5]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 144. — [6]) Derselbe, ebenda 1880, S. 518.

vielen Tieren ist er dies in der Regel. Das ältere Kind reagiert beim Streicheln der Wange mit den mimischen Muskeln beider Gesichtshälften.

Bei verstärkter Reizung wird der Lidreflex auch bei solchen Tieren bilateral, bei denen er bei schwachem Reiz streng einseitig ist (Kaninchen). Bei stärkerem Streicheln der Gesichtshaut hebt das Kaninchen beide Ohrlöffel.

d) Gekreuzte Reflexe.

Zuweilen erstreckt sich die reflektorische Reaktion allein oder doch vorwiegend auf Muskeln der dem Reizort gegenüberliegenden Körperseite. Der Reflex kann hierbei Bewegungsnerven desselben Rückenmarkniveaus in Anspruch nehmen, dem die erregten afferenten Nerven entstammen, oder es treten Motoren eines ganz entfernten Segmentes in Tätigkeit. Als gekreuzte Reflexe sind auch solche Fälle beschrieben worden, in denen bei einseitiger Reizung gekreuzte Extremitäten, d. h. die vordere der einen und die hintere der anderen Seite, miteinander in Tätigkeit kommen.

Der erste Fall ist verwirklicht in folgenden Beispielen. Behandelt man einen Aalschwanz oder den einer Eidechse oder die seitliche Rumpfhaut einer geköpften Schlange mit schwachen taktilen oder thermischen Reizen, so ziehen sich die Muskeln derselben Seite zusammen (der Körper wendet sich dem Reize zu); verstärkt man aber den Reiz, so kontrahiert sich die Muskulatur der Gegenseite (Abwendung vom Reize). Der Reflex ist also bei starker Reizung gekreuzt [1]). Krauen der Bauchhaut bewirkt bei Hunden (besonders nach größeren Substanzverlusten des Großhirns) Kratzen mit der Hinterpfote derselben Seite; stellt sich dieser Bewegung aber ein auch nur ganz leichtes Hindernis entgegen, so entsteht der Kratzreflex auf der anderen Seite [2]). Der Patellarreflex ist beim Menschen, wie angeführt, meist gleichseitig; in gewissen Erkrankungsfällen fehlt er aber auf der gereizten Seite oder ist hier sehr abgeschwächt und ist ausschließlich oder vorwiegend auf der nicht gereizten Seite vorhanden [3]). Ich habe eine ähnliche Erscheinung beim Druck auf die Achillessehne bei einer Katze nach Ausschaltung des Gehirns gesehen: schwache oder auch gar keine Streckbewegung des gereizten, heftigen Klonus des anderen Unterschenkels.

Besonders auffallend sind diejenigen gekreuzten Reflexe, bei denen die in Aktion tretenden Bewegungsnerven einem von der Reizstelle sehr entfernten Rückenmarksgebiet entstammen. Einen hierher gehörigen, von mir beschriebenen [4]) Reflex habe ich bereits oben erwähnt. Hält man einen Frosch so in der Hand, daß die Hinterbeine schlaff herabhängen, und streift man dann mit einem stumpfen Instrument oder dem Fingernagel über die Augen- oder Trommelfellgegend einer Kopfseite, so erfolgt eine kräftige, oft tetanische schleudernde Bewegung des Hinterbeines der anderen Seite. Dasselbe wird im Hüftgelenk stark gebeugt und abduziert, in den anderen Gelenken mäßig gestreckt, die Schwimmhaut wird entfaltet. Auch elektrische Reizung der genannten Hautgegend läßt den Reflex erscheinen. Auf der Reizseite selbst treten nur geringfügige Muskelreaktionen ein (Lidschluß).

Hierher zählt ferner der Trabreflex von Luchsinger [5]). Bei manchen Tieren läßt sich durch sanfte Reizung eines Beines eine Bewegung in der diagonal gegenüberliegenden Extremität hervorrufen. Dieser Reflex, der an die Zusammen-

---

[1]) E. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarkes der Wirbeltiere. Berlin 1853, S. 112; J. Cayrade, Recherches crit. et expér. sur les mouvements réflexes. Paris 1864, p. 70; B. Luchsinger, Pflügers Arch. **23**, 308, 1880. — [2]) E. Gergens, Pflügers Arch. **14**, 340, 1877. — [3]) M. Sternberg, Die Sehnenreflexe. Leizig und Wien 1893, S. 180. — [4]) O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wissenschaften 1880, Nr. 28; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 141. — [5]) B. Luchsinger, Tagebl. d. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte in Baden-Baden 1879, S. 255; Pflügers Arch. **22**, 179, 1880; A. Guillebeau und B. Luchsinger, ebenda **28**, 61, 1882.

gehörigkeit der diagonalen Extremitäten beim Gehen erinnert, findet sich nur bei Trabgängern (Triton, Hund, Ziege) und fehlt bei solchen Tieren (Frosch, Kaninchen), deren Hinterbeine bei der gewöhnlichen Ortsbewegung gleichzeitig tätig zu werden pflegen. Entsprechende Lokomotionsreflexe zeigen auch gewisse Insekten (Carabus, Hydrophilus, Gryllotalpa [1]).

7. Die biologische Bedeutung der Reflexe.

Zahl und Ordnung der bei einer Reflexbewegung beteiligten Muskeln ist sehr verschieden und hängt von der Art, der Stärke und dem Orte der Reizung, nicht zum geringsten Teil aber auch von der Beschaffenheit, den Lebensgewohnheiten, den inneren und äußeren Zuständen des Tieres ab, dessen Reflexmaschine in Tätigkeit gesetzt wird. Diese Abhängigkeiten ergeben sich alle aus der Erkenntnis, daß durch die Reflexe im allgemeinen Bewegungen zur Ausführung gelangen, die der Erhaltung des Individuums oder der Art dienen und demgemäß, wie man es auch ohne irgend eine teleologische Präsumtion ausdrücken kann, den Charakter zweckmäßiger Reaktionen auf den Reiz tragen. Darauf beruht ihre biologische Bedeutung. Die Zweckmäßigkeit spricht sich bei vielen Reflexen darin aus, daß sie geeignet sind, dem Organismus schädliche Reize abzuwehren, günstige Reizeinflüsse ihm näher zu bringen. Starke Reize sind oft schädlich, schwache von Nutzen. Daraus folgt eine Verschiedenheit der Reaktion je nach der Reizintensität. Um den an einem bestimmten Orte angreifenden Reiz abzuwehren, sind andere Bewegungen notwendig, wie diejenigen, die einem anderen Reizorte entsprechen. Damit ist der Einfluß des Ortes der Reizung auf die Reaktion gegeben. Aus demselben Prinzip ergibt sich die Abhängigkeit des Reflexes von der Natur des Reizes. Ein Frosch und ein Molch wird in anderer Weise reagieren müssen, um einer Schädlichkeit zu entgehen, als ein Hund oder ein Mensch, ein im Wasser schwimmendes Tier anders als ein am Lande befindliches und dergleichen mehr. Daraus folgt der Einfluß der Individualität und der Zustände, in denen sich das Individuum befindet.

In der Regel wird der Zweck der Annäherung oder der Abwehr nur durch das geordnete Zusammenwirken mehrerer Muskeln oder Muskelgruppen erreicht werden. Reflexbewegungen einzelner Muskeln sind daher selten, doch kommen sie zweifellos vor.

Allerdings sind die sogenannten tiefen Reflexe (Sehnenreflexe usw.) nicht, wie man vielfach angenommen hat, auf einzelne Muskeln beschränkt, sondern sind vielmehr multimuskulär. Sogar der Patellarreflex setzt die gesamte Quadricepsgruppe, häufig auch noch die Adduktoren und Beuger des Oberschenkels, die Streckmuskeln des Unterschenkels und verschiedene Bauchmuskeln in Tätigkeit. Auch bei anderen Sehnenreflexen sind außer dem zur beklopften Sehne gehörenden Muskel fast stets die Antagonisten beteiligt [2]). Beim reflektorischen Lidschluß ist, sofern der Reiz schwach ist, allein der *M. orbicularis* wirksam; aber bei starken taktilen oder optischen Reizen kommt es zur Mitwirkung der übrigen mimischen Muskulatur. Unimuskuläre Reflexbewegungen kommen besonders bei der Reizung einzelner hinterer Rückenmarkswurzeln und bei niederen Tieren vor.

Aus dem oben erwähnten Prinzip folgt auch, daß die multimuskulären Reflexe einen koordinierten Charakter besitzen (geordnete Reflexe nach

---

[1]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **23**, 308, 1880. — [2]) M. Sternberg, Die Sehnenreflexe. Leipzig und Wien 1893, S. 8 u. 9.

Hermann). Die Koordination erstreckt sich nicht nur auf das gleichzeitige Zusammenwirken verschiedener Muskeln oder Muskelgruppen, sondern auch auf ihre zeitliche Folge. Beim Schluckreflex werden in bestimmter Reihenfolge Muskeln des Mundbodens, des Rachens, der Speiseröhre u. a. m. in Tätigkeit gesetzt. Es ist klar, daß auch bei vielen anderen reflektorischen Bewegungen eine bestimmte zeitliche Aufeinanderfolge der Zusammenziehungen der einzelnen beteiligten Muskeln zur Erreichung des Bewegungseffektes erforderlich ist. Man kann solche Reflexbewegungen mit Loeb als Kettenreflexe bezeichnen.

Den geordneten Reflexbewegungen stellt man die Reflexkrämpfe gegenüber, die, wenn auch nicht immer, so doch meistens einen ungeordneten Charakter haben.

Viele Reflexbewegungen dienen zur Fernhaltung oder Beseitigung von Schädlichkeiten und können deshalb als Schutzreflexe bezeichnet werden. Wenn das von einem Reize getroffene Glied zurückzuckt, wenn der Reflexfrosch den in verdünnte Säure getauchten Fuß heraushebt oder die kneifende Pinzette wegzudrängen sucht, wenn ein Hustenstoß die Kehlkopfschleimhaut von einem sie belästigenden Fremdkörper befreit, oder wenn das berührte Augenlid sich schließt, die Pupille bei stärkerem Lichteinfall sich verengert, so handelt es sich immer um einen Schutz gegen Schädlichkeiten, der bald auf die eine, bald auf die andere Art erreicht wird. Das eine Mal sind es Fluchtreflexe, das andere Mal Abwehrreflexe, die in Tätigkeit treten. Als Schutzreflexe wirken auch viele Sekretionen (reflektorische Tränenabsonderung, Ausscheidung ätzender oder giftiger Hautsekrete bei manchen Tieren, Entleerung des Tintenbeutels bei den Kephalopoden u. a. m.).

Eine andere Klasse von Reflexen (Fortbeförderungs- und Austreibungsreflexe) dient dem vegetativen Leben, und zwar dadurch, daß durch sie die Inhaltsmassen von Hohlorganen auf vorgeschriebener Bahn weiter geschafft und an geeigneter Stelle aus dem Körper herausbefördert werden: der Schluckreflex, die Peristaltik des Darmes, die Kotentleerung, die Austreibung des Harnes aus der Blase, die Ausstoßung der Frucht aus dem Uterus sind hierher zu rechnen. In dieser Sphäre entfalten auch die regulatorischen Reflexe ihre subtilste Wirksamkeit; zu ihnen würden zu zählen sein die Gefäßreflexe, die für die Blutverteilung und für die Steuerung des Blutdruckes von Bedeutung sind, die reflektorische Regulierung der Atmung durch die Lungenvagi u. a. m. Reflektorische Regulationen spielen aber auch eine wichtige Rolle bei der Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts, bei der Kompensation geänderter Kopfstellungen (statische Reflexe), bei der Korrektion ungewohnter Körperlagen (Umdrehreflexe des Frosches und der Schildkröte). Auch die Sehnen- und Knochenreflexe entfalten eine in diesem Sinne nützliche Tätigkeit.

Nicht immer dient die Reflexbewegung der animalen Muskeln zur Abwehr des Reizes oder zur Flucht; es gibt vielmehr auch Annäherungsreflexe, die dem Organismus von Nutzen sein können. Wenn das Kind die Hand um den die Handfläche berührenden Finger schließt, wenn es die Brustwarze mit den Lippen umfaßt, wenn dem milden, taktilen Reize der Schwanz des Salamanders oder Aales sich zuwendet, haben wir es mit Reflexen dieser Kategorie zu tun.

Im Sinne der Selbsterhaltung wirken auch diejenigen sekretorischen Reflexe, vermöge deren geeignete Verdauungssäfte an der Stelle und zu der Zeit abgesondert werden, wo die aufgenommenen Nahrungsstoffe ihrer bedürfen. Einer wie feinen, dem Bedürfnis entsprechenden quantitativen und qualitativen Abstufung diese Reflexe fähig sind, haben die Untersuchungen von Pawlow gezeigt.

Mit dem Angeführten ist eine auch nur einigermaßen vollständige Aufzählung und Klassifizierung der der Erhaltung des Organismus dienenden Reflexe keineswegs erreicht, können doch die meisten in der einen oder anderen Weise von Nutzen sein. In diesem Sinne kann man ganz allgemein von einer Zweckmäßigkeit der Reflexe sprechen. Diese Zweckmäßigkeit ist aber durchaus nicht metaphysischer Natur. Sie ist bei den Reflexen vorhanden, wie sie bei allen Einrichtungen des Organismus vorhanden ist, und wie sie bei diesen als entstanden zu denken ist durch die natürliche Auslese, die den nützlichen Einrichtungen Bestand verleiht, die schädlichen oder unnützen aber beseitigt, so rührt auch die Zweckmäßigkeit der Reflexe davon her, daß im Laufe der phyletischen und der individuellen Entwickelung diejenigen, die sich als vorteilhaft für die Art oder das Individuum erwiesen, geübt und vererbt wurden, die unvorteilhaften oder unnützen durch Nichtübung oder Vermeidung verschwanden.

Ein Irrtum wäre es übrigens, wenn man glaubte, daß alle Reflexe unter allen Umständen den Charakter der Zweckmäßigkeit tragen.

Ein solcher wird überhaupt nur dann zu erwarten sein, wenn es sich um Reaktionen auf natürliche Reize und um gesunde innere Zustände des reagierenden Organismus handelt. Natürliche Reflexreize sind aber nur solche zu nennen, die an den natürlichen Endorganen der sensiblen Nerven in der Haut, den Schleimhäuten usw. angreifen. Bei elektrischer Reizung der Nervenstämme oder der hinteren Rückenmarkswurzeln werden deshalb Reflexe von zweckmäßiger Beschaffenheit nicht zu erwarten sein. Einen geradezu unzweckmäßigen Charakter werden die Reflexbewegungen annehmen müssen, wenn durch Vergiftung (z. B. mit Strychnin) oder aus anderen Gründen die Erregung nicht mehr eine gewisse Auswahl von Motoren ergreifen kann, sondern sich über sehr viele oder sogar alle zu verbreiten gezwungen ist.

Aber auch unter natürlichen Bedingungen ausgelöste Reflexe sind nicht immer zweckmäßig. Freilich wird man bei der Beurteilung dieser Frage etwas zurückhaltend sein und sich besonders betreffs der mannigfaltigen Reflexreaktionen der Tiere jeder anthropomorphistischen Betrachtungsweise enthalten müssen.

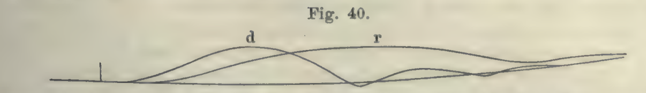
8. Die Reflexzeit.

Die Zeit, die vom Augenblicke der peripherischen Reizung bis zum Beginn der reflektorischen Muskelzusammenziehung vergeht, nennt man gewöhnlich Reflexzeit. Sie setzt sich zusammen aus der Zeit, die die Erregung braucht, um im zentripetalen Nerven bis zum Zentralorgan zu gelangen, wobei auch eine Verzögerung an der erregten Sinnesfläche in Betracht kommen kann, aus der Leitungszeit des motorischen Nerven, aus der Latenzzeit des Muskels und aus derjenigen Zeit, die der Übergang der Erregung von der zentripetalen auf die zentrifugale Faser innerhalb des Reflexzentrums in Anspruch nimmt. Schon Ed. Weber[1]) hatte angegeben, daß zwischen Ischiadicusreizung und

[1]) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung in R. Wagners Handwörterbuch der Physiologie 3 (2), 19, 1846.

Reflexbewegung eine namhafte Zeit vergeht; Helmholtz[1]) stellte als erster durch Messung ihre Größe fest. „Der Unterschied", sagt er, „zwischen dem Eintritt durch Reizung des Hüftnerven direkt erregter und reflektierter Zuckungen pflegt $^1/_{30}$ bis $^1/_{10}$ Sek. und mehr zu betragen, so daß auch bei den scheinbar blitzschnell eintretenden Strychninreflexen die Übertragung

Fig. 40.



Messung der Reflexzeit, nach Wundt. Frosch. Pendelmyographion. *d* direkte Muskelzuckung bei Reizung der vorderen, *r* reflektorische Zuckung bei Reizung der hinteren Rückenmarkswurzel.

der Reizung im Rückenmark eine mehr als zwölfmal so große Zeit in Anspruch nimmt als die Leitung in den betreffenden sensiblen und motorischen Nerven." Alle späteren Untersuchungen haben das Wesentlichste dieser Angabe bestätigt (Fig. 40).

Wundt[2]) reizte zur Messung der zentralen Übertragungszeit dicht am Rückenmarke abwechselnd eine hintere Wurzel und die zugehörige vordere, so daß die für den Reflex entfallende Zeit mit dem Zeitverlust bei direkter motorischer Reizung verglichen werden konnte, und fand die Differenz beider (beim strychninvergifteten Frosche) zu 0,008 bis 0,015 Sek. Zu fast denselben Zahlen gelangte Cyon[3]), der die Reflexzeit des Frosches zu 0,008 bis 0,019 Sek. angibt. Rosenthal[4]), der ausgedehnte Zeitmessungsversuche angestellt hat, teilt bestimmte Zahlenwerte nicht mit, macht aber zuerst darauf aufmerksam, daß zur Erzielung gekreuzter Reflexe ein noch größerer Zeitaufwand erforderlich ist als für gleichzeitige. Den Übergang der Erregung von der einen Seite des Rückenmarks auf die andere nennt er Querleitung. Die Zeit der Querleitung beträgt beim Frosche nach Wundt 0,004 Sek.

Für die Reflexbewegungen der Schildkröte *(Emys europaea)* gelangte auf Grund sehr zahlreicher Messungen Fano[5]) zu folgenden (am unverletzten Tiere gewonnenen) Mittelwerten der Reflexzeit:

Retraktion des Halses und Kopfes	0,06 Sek.
„ „ gleichseitigen Vorderbeines	0,063 „
„ „ „ Hinterbeines	0,06 „
„ „ entgegengesetzten Hinterbeines	0,085 „
Hebung des Unterkiefers	0,052 „

Diese Versuche lehren zugleich, wie wenig konstant die Reflexzeit ist; denn Fano beobachtete periodische Schwankungen ihres Wertes, die recht erheblich sein konnten und die er ebenso wie die gleichzeitigen Variationen in der Höhe der Reflexzuckungen (s. o.) auf Oszillationen in der spinalen Reflextätigkeit zu beziehen und in letzter Linie auf periodische Einflüsse von seiten des Kopfmarkes zurückzuführen geneigt ist.

Beim Menschen und bei den Säugetieren dürfte die Reflexzeit kaum kürzer sein als beim Kaltblüter. Doch hat auch sie für verschiedenartige Reflexe sicher nicht gleich große Werte. Am häufigsten ist der Lidreflex Gegen-

[1]) H. Helmholtz, Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1845, S. 328. — [2]) W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren. 2. Abteil. Über den Reflexvorgang und das Wesen der zentralen Innervation, Stuttgart 1876. — [3]) E. Cyon, Bullet. Acad. des sciences St. Pétersbourg **19**, 394, 1874. — [4]) J. Rosenthal, Monatsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1873, S. 104. — [5]) G. Fano, Arch. ital. de biol. **39**, 85, 1903 und Reale Accad. dei Lincei ann. 299, **4** (5), 1902.

stand messender Versuche gewesen. Bei der Verschiedenheit der darüber gemachten Angaben ist zu berücksichtigen, daß hier wie bei allen Reflexen die Reizstärke die Größe der Reflexzeit beeinflußt, daß aber außerdem auch die Art der Reizung dabei in Betracht kommt. Der optische Lidreflex (Schluß des Lides infolge eines Lichtblitzes) erfordert eine weit größere Zeit, als der durch elektrische oder taktile Lidreizung hervorgerufene.

Die meisten Untersucher der Zeitverhältnisse des Lidreflexes haben das von S. Exner[1]) angegebene Verfahren benutzt, d. h. Aufschreibung des Lidschlusses durch einen Hebel, der mit einem am Oberlid befestigten und über eine Rolle geführten Faden verbunden ist. Nur Garten[2]) hat sich der photographischen Registrierung bedient.

Bei optischer Reizung fanden:

Exner[1]) . . . . 0,2168 Sek.
Zwaardemaker und Lans[3]) . . . . 0,088 „
Garten[2]) . . . . 0,061 bis 0,132 „

Bei elektrischer Lidreizung:

Exner[1]) . . . . 0,0578 „ (starker Reiz).
0,0662 „ (schwacher Reiz).
Garten[2]) . . . . 0,04 bis 0,041 „

Bei taktiler Reizung der Wangenhaut:

Mayhew[4]) . . . . 0,0420 „

Bei Anblasen der Hornhaut:

Langendorff und C. Franck[5]) . . . . . 0,070 bis 0,182 „

Alle diese Angaben gelten für den Menschen; beim Kaninchen fanden die letztgenannten Autoren für die gleiche Reizart 0,065 bis 0,069 Sek.

Von sonstigen Angaben über Reflexzeiten seien noch folgende wegen der Verschiedenheit der Versuchsmethoden (Anwendung teils von Einzelreizen, teils von Reizfolgen u. a. m.) nicht ohne weiteres miteinander vergleichbare Beispiele angeführt:

Reflex vom *N. cutan. brachii int.* auf den gleichseitigen *M. triceps* (Hund) . . .	0,022 bis 0,040 Sek.	(François-Franck[6]).
Zwerchfellreflex bei Reizung des *N. ischiadicus* (Kaninchen)	0,0456 bis 0,051 „	(Langendorff und Joseph[7]).
Reflexzuckungen bei Erschütterung des Tisches (Hund; Chloralosebetäubung)	0,042 „	(Broca und Richet[8]).
Schlag auf den Tisch (Kaninchen)	0,0360 „	Waller[9]).
Hautreflex (Kaninchen	0,0333 „	Waller[9]).
Vorderbeinreflex bei Reizung der Haut desselben Gliedes (Hund)	0,0326 bis 0,0369 „	(Libertini[10]).
Hinterbeinreflex (ebenso) . .	0,0279 bis 0,032 „	(Libertini[10]).

[1]) Sigm. Exner, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 8, 526, 1874. — [2]) S. Garten, ebenda 71, 477, 1899. — [3]) H. Zwaardemaker und L. J. Lans, Zentralbl. f. Physiol. 1899, Nr. 13. — [4]) D. P. Mayhew, Journ of experim. medicine 2, 35, 1897. — [5]) C. Franck, Über die zeitlichen Verhältnisse des reflektorischen und willkürlichen Lidschlusses. Inaug.-Diss. Königsberg 1889. — [6]) François-Franck, Leçons sur les fonctions motrices du cerveau, Paris 1887, p. 44. — [7]) M. Joseph, Zeitmessende Versuche über Atmungsreflexe. Inaug.-Diss. Königsberg 1883 und Arch. f. (Anat. und) Physiol. 1883, S. 480. — [8]) A. Broca et Ch. Richet, Compt. rend. soc. de biol. 1897, p. 441. — [9]) A. D. Waller, Journ. of Physiol. 11, 384, 1890. — [10]) G. Libertini, Arch. ital. de biol. 24, 438.

Die mitgeteilten Zahlenwerte bedeuten — abgesehen von denen Wundts — die „rohe Reflexzeit“, d. h. die Reflexzeit in der oben angegebenen Bedeutung. Will man die Zeitdauer des zentralen Vorganges kennen lernen, so muß man sie reduzieren, d. h. die Zeit, die für die sensible Leitung bis zum Rückenmark, für die motorische vom Rückenmark bis zum Muskel verbraucht wird, und endlich auch die Latenzzeit des Muskels abziehen. Eine solche Berechnung setzt, wenn nicht, wie in den Versuchen von Wundt, eigene experimentelle Bestimmungen vorliegen, nicht nur die Kenntnis der Länge der Leitungsbahnen voraus, sondern erfordert auch besser begründete Vorstellungen von der Geschwindigkeit der Nervenleitung und der Muskellatenz, besonders beim Warmblüter, als sie uns zurzeit zu Gebote stehen. Indessen sei angeführt, daß Exner aus der von ihm bestimmten Blinzelreflexzeit (0,0578 bis 0,0662 Sek.) eine „reduzierte Reflexzeit“ von 0,0471 bis 0,0555 Sek. berechnet hat. Danach wäre der zentrale Vorgang mit einem außerordentlich großen Zeitverlust verbunden. Andere haben ihn indessen geringer abgeschätzt.

Besonders niedrig wird von mehreren Forschern die Reflexzeit für die Sehnenreflexe angegeben, an denen zahlreiche Messungen angestellt sind. Die Angaben beziehen sich fast durchweg auf den Kniesehnenreflex beim Menschen.

Bei der verhältnismäßig großen Länge des Weges, den die Erregung zurückzulegen hat, wenn auf Beklopfen der Präpatellarsehne der *M. quadriceps* sich reflektorisch zusammenzieht, wird bei den durch Messung gewonnenen Zahlen der für die extraspinale Leitung zu machende Abzug hoch ausfallen müssen. Schätzt man die Länge der Nervenstrecke auf nur 120 cm — was sicher eher zu wenig als zu viel ist —, so würde bei der möglichst groß angenommenen Leitungsgeschwindigkeit von 60 cm in 0,01 Sek. die extraspinale Leitung allein 0,02 Sek. in Anspruch nehmen; unter Einrechnung einer Latenzzeit von nur 0,005 Sek. betrüge der zu machende Abzug also mindestens 0,025 Sek. Danach sind die durch den Versuch gewonnenen Rohwerte zu beurteilen. Wenn also manche Autoren dafür Größen angeben, die genau oder nahezu 0,025 Sek. betragen, so würde daraus folgen, daß sie die Dauer des zentralen Vorganges unmeßbar klein gefunden haben.

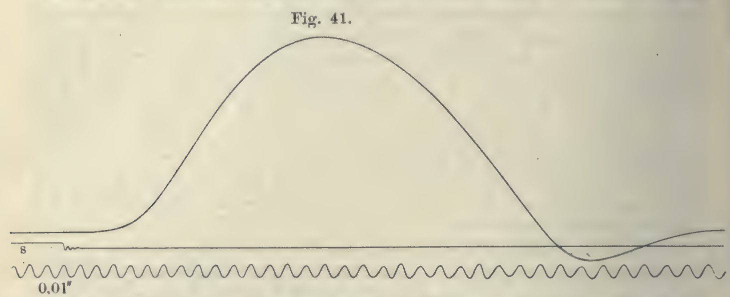
Ich entnehme einer Zusammenstellung von Jendrássik[1]) folgende Angaben:

	Rohe Reflexzeit Sek.	Zentraler Vorgang Sek.
Burckhardt (1877)	—	0,0387 bis 0,04
Tschirjeff (1879; bei erhöhter Reflexerregbarkeit)	0,058 bis 0,061	0,032 bis 0,034
Gowers (1879)	0,09 bis 0,15	0,05
Brissaud (1880) bei Gesunden	0,048 bis 0,052	
„ bei erhöhter Reflexerregbarkeit	0,038 bis 0,042	
Waller (1880)	0,03 bis 0,04	0,02
James (1880)	0,025	
Watteville (1882)	0,03	
Eulenburg (1882)	0,016 bis 0,032	
Rosenheim (1884)	0,025 bis 0,10	
Jendrássik (1894)	0,039	

[1]) E. Jendrássik, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 52, 569, 1894.

Der letztgenannte Autor zog von dem von ihm ermittelten Zeitwert die bei direkter elektrischer Reizung des *M. quadriceps* für die Latenzzeit des Muskels und für die Verzögerung durch den Schreibapparat erhaltene Zeit ab und fand dadurch die Reflexzeit bis auf 0,0234 Sek. reduziert. Bringt man davon noch die Zeit der extraspinalen motorischen und sensiblen Leitung mit 0,02 Sek. (s. oben) in Abzug, so würde sich für die Dauer des zentralen Übertragungsvorganges ein Wert von nur 0,0034 Sek. ergeben. Diese Zeit erscheint klein, ist aber doch nicht

Fig. 41.



Graphische Messung der Reflexzeit beim Patellarreflex des Kaninchens. *s* **verzeichnet den Reizmoment. (Nach einem Versuch von Scheven.)**

allzu gering zu achten; denn unter der Annahme der oben vorausgesetzten Leitungsgeschwindigkeit würde ein Zeitraum von 0,0034 Sek. genügen, um die Erregung durch eine Nervenstrecke von mehr als 20 cm sich fortpflanzen zu lassen.

In meinem Laboratorium hat Scheven eine größere Reihe von Messungen am Kaninchen ausgeführt. Er fand die (nicht reduzierte) Reflexzeit des Patellarreflexes um etwa 0,01 Sek. größer als die Latenzzeit des direkt elektrisch gereizten Muskels[1]). (Vgl. dazu Fig. 41).

Über die Querleitungszeit bei höheren Tieren liegen nur wenige Angaben vor. François-Franck[2]) gibt sie für einen spinalen Reflex des Hundes zu 0,022 Sek. an. Er reizte einen Hautnerv der vorderen Extremität und registrierte die Reflexzeit für den *M. triceps brachii* derselben und der entgegengesetzten Seite. Die Differenz beider hatte den angeführten auffallend hohen Wert.

Über die Querleitungszeit von Reflexbewegungen, die auch bei einseitiger Reizung gewöhnlich beiderseits ausgeführt werden (bilateral-symmetrische Reflexe), hat zuerst Donders[3]) messende Versuche angestellt. Er fand, daß beim Menschen bei einseitiger Belichtung der Pupillarreflex an beiden Augen gleichzeitig auftritt. Reizt man bei einem Kaninchen nach Abtrennung des Kopfmarkes den zentralen Stumpf eines *N. ischiadicus*, so pflegt eine reflektorische Zwerchfellkontraktion einzutreten, die beide Hälften des Muskels betrifft. Die von der Luftröhre aus aufgenommene Atmungskurve läßt keinerlei Anzeichen einer zeitlichen Verschiedenheit der beiden Seiten entdecken. Für den reflektorischen Lidschluß suchte C. Franck[4]) die Frage, ob hier die Querleitung einen merklichen Zeitverlust bedinge, dadurch zu entscheiden, daß er den durch Anblasen einer Hornhaut herbeigeführten Reflex entweder auf derselben oder auf der anderen Seite oder beiderseits (nach dem Verfahren von Exner) registrierte. Er fand wohl Differenzen, aber sie waren nicht einsinnig und zudem nicht größer als die Schwankungen, denen man bei einseitigem Reflex begegnete, so daß durch diese

---

[1]) U. Scheven, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie **61**, 764, 1904. — [2]) François-Franck, a. a. O. — [3]) C. Donders, Nederl. Arch. voor Genees- en Natuurkunde **2**, 106, 1865. — [4]) C. Franck, a. a. O.

Versuche die Frage nicht entschieden werden konnte. Übrigens gelten die oben angeführten Reflexzeitwerte von Exner für die Schließung des Lides der nicht gereizten Seite.

Nicht ohne Interesse sind die Mitteilungen über die Reflexzeit bei reflektorischer Erregung glatter Muskeln. Die wenigen vorliegenden Angaben beziehen sich zumeist auf den Eintritt der Pupillenverengerung beim Einfall von Licht in das Auge. Listing[1]) schätzte den damit verbundenen Zeitverlust auf 0,4 Sek.; F. Arlt jun.[2]) (und Donders) bestimmten ihn zu 0,492 Sek. im Mittel; v. Vintschgau[3]) fand die Zeitdauer vom Beginn des Lichteinfalls in das eine Auge bis zum Beginn der Pupillenverengerung des anderen gleich 0,30 bis 0,33 Sek. Ähnliche Ergebnisse scheint Garten[4]) erhalten zu haben, der sich der photographischen Registriermethode bediente; doch macht er keine näheren Angaben. Bei der langen, übrigens auch inkonstanten Latenzzeit glatter Muskeln und dem sicheren Bestehen einer größeren retinalen Verzögerung beim Lichtreiz wird die ansehnliche Höhe dieser Reflexzeiten nicht wundernehmen dürfen.

Die Latenzzeit der vasomotorischen Reflexe dürfte kaum jemals exakt bestimmt sein. Nach plethysmographischen Messungen am Menschen würde sie 3 bis 4 Sek. und mehr betragen[5]).

Die Länge der Zeit, die der innerhalb des Zentralorgans sich vollziehende Übergang der Erregung von der afferenten auf die efferente Bahn in Anspruch nimmt, läßt darauf schließen, daß sich bei diesem Vorgange Widerstände geltend machen, die größer sind, als die, welche dem Erregungsablauf im peripherischen Nerven begegnen. Vermutlich findet die Verzögerung an der Stelle statt, wo die Erregung von den Endverzweigungen sensibler Kollateralen auf die motorischen Zellen durch Vermittelung von deren Dendriten übergeht. Eine solche Verzögerung scheint sich unter ähnlichen Verhältnissen ganz allgemein geltend zu machen. So sehen wir dieselben Vorderhornzellen des Rückenmarks die Leitung auch dann aufhalten, wenn ihnen die Erregung auf corticospinalen Bahnen zufließt[6]), und zwar um Zeitwerte, deren Größe der der (reduzierten) Reflexzeit sehr ähnlich ist. Man könnte vermuten, daß die Nervenzelle eine gewisse Latenzzeit besitzt, bedingt durch die Auslösungsvorgänge, die beim Anlangen einer Erregung in ihr ablaufen. Nichts spricht eindringlicher als diese Erscheinung gegen die Behauptung, daß die Fortpflanzung der Erregung im Zentralorgan einfach durch kontinuierliche Fibrillenleitung geschehe.

Ob freilich die aus den Messungen sich ergebende Reflexzeit der einfachen Nervenzellenlatenz entspricht oder einem Multiplum derselben, dürfte so lange zweifelhaft bleiben, als wir nicht wissen, ob bei einem einfachen Reflexvorgang eine oder mehrere Zellstationen passiert werden müssen.

Werden größere Anforderungen an den Reflex gestellt, so wird dadurch die Reflexzeit vergrößert. Dies zeigt das Bestehen der Querleitungszeit, die viel zu groß ist, als daß sie durch die nur unbedeutend größere Weglänge erklärt werden könnte.

---

[1]) Listing, s. v. Vintschgau, a. a. O., S. 365. — [2]) F. Arlt jun., Arch. f. Ophthalmol. **15** (1), 294. — [3]) M. v. Vintschgau, Pflügers Arch. **26**, 324, 1881. — [4]) S. Garten, ebenda **68**, 68, 1897. — [5]) E. Cavani, Arch. ital. de biol. **39**, 129, 1903. — [6]) M. Joseph, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, S. 480.

Wie wenig überhaupt für die Größe der Reflexlatenz die Länge des innerhalb des Zentralorgans zurückzulegenden Weges maßgebend ist, lehren auch die Versuche Lombards[1]), der am Hinterschenkel des Frosches die zeitliche Ausbreitung des Reflexes auf die einzelnen Muskeln untersuchte. Er fand, daß die Reihenfolge der successive in Aktion tretenden Muskeln selbst bei unmittelbar hintereinander folgenden gleichstarken und dieselbe Hautstelle treffenden Reizen einem anscheinend ganz regellosen Wechsel unterworfen ist. Meist lagen die Momente, in denen der erste und der letzte der beteiligten Muskeln seine Zusammenziehung begann, weit auseinander: das Maximum der Ausbreitungszeit betrug bei taktiler Hautreizung 0,196 Sek., bei thermischer sogar 5,964 Sek. Nur bei Strychninvergiftung verringern sich diese Unterschiede der reflektorischen Latenzen so bedeutend, daß die ganze Ausbreitungszeit nur noch nach Hundertstel Sekunden mißt, alle untersuchten Muskeln also fast gleichzeitig ihre Tätigkeit beginnen.

Die für eine bestimmte Reaktion gemessene Reflexzeit besitzt keinen unveränderlichen Wert, scheint vielmehr unter veränderten Bedingungen von sehr verschiedener Größe sein zu können. Vor allem hängt sie von der Reizstärke ab. Rosenthal fand, daß die Reflexzeit um so kleiner wird, je stärker der Reiz ist, und daß sie bei sehr starken Reizen sogar unmerklich klein werden kann. Auch Wundt sah eine Abnahme der (rohen) Reflexzeit bei zunehmender Reizintensität, glaubte aber, sie auf Rechnung der „direkten" Latenz setzen zu müssen. Beim Menschen hat Exner einen deutlichen Einfluß der Reizstärke für den Lidreflex nachgewiesen (s. oben); für den Tricepsreflex des Hundes bei Reizung eines Hautnerven fand François-Franck bei zunehmender Reizintensität (Öffnungsinduktionsschlag) die Werte: 0,040, 0,038, 0,026 und 0,022 Sek.

Einen Einfluß auf die Größe der Reflexzeit übt auch die Temperatur. Kälte verzögert nach Wundt den Eintritt der Reflexzuckung beim Frosch erheblich. Dasselbe fanden beim Säugetier Broca und Richet. Bei abnehmender Eigentemperatur des Tieres erhielten sie folgende Werte:

Rectumtemperatur °C	Reflexzeit Sek.
40	0,042
39	0,045
37	0,048
36	0,049
35	0,050
34	0,060
31,5	0,080
29	0,100

Ich finde die Reflexzeit (*N. ischiadicus* und *M. triceps femoris* derselben Seite) bei dem auf wenige Grade über Null abgekühlten Frosche ungefähr = 0,05 bis 0,06 Sek. Da Abkühlung die Latenzzeit des Muskels vergrößert und die Reizleitung im Nerven erheblich verzögert, so ist sicher diese Zunahme der Reflexzeit teilweise auf die peripherischen Organe zu beziehen. Daß diese aber nur einen kleinen Anteil daran haben, geht mit aller Sicherheit aus den oben erwähnten Versuchen von Wundt hervor.

Ermüdung verlängert Reflexzeit und Querleitungszeit. Über periodische Schwankungen der Reflexzeit siehe oben S. 263.

[1]) W. P. Lombard, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 408.

Von toxischen Einflüssen sei der des Strychnins angeführt. Nach Rosenthal soll durch dieses Gift die Reflexzeit, in noch höherem Maße die Querleitungszeit verkleinert werden. Dieser Meinung begegnet man auch öfter in Lehrbüchern, während nach den Untersuchungen von Wundt kleine Strychnindosen gar keinen Einfluß haben, größere eine besonders bei schwächerer Reizung sehr erhebliche Verzögerung des Reflexes herbeiführen.

9. Reflexhemmung und Reflexbahnung.

a) Willkürliche (cerebrale) Hemmung.

Die alltägliche Erfahrung lehrt, daß man imstande ist, Reflexbewegungen willkürlich zu unterdrücken. Damit dies glücke, müssen aber zwei Bedingungen erfüllt sein. Erstens darf der den Reflex anregende Reiz eine gewisse Größe nicht übersteigen; diese ist natürlich von dem Grade der vorhandenen Reflexerregbarkeit abhängig. Der auf leise Berührung des Lides eintretende Lidschluß kann unterdrückt werden, den durch starke elektrische Reizung hervorgerufenen zu hemmen, gelingt dagegen meistens nicht. Den Hustenreiz zu überwinden ist man eine Zeitlang imstande; wächst der Reiz durch längere Dauer (Summation), so durchbricht endlich der Reflex die Hemmung. Dennoch gelingt es in vielen derartigen Fällen, den Reflex wenigstens abzuschwächen; statt des Hustens erscheint dann nur ein Räuspern, statt des Niesens ein explosives, aber mit wenig Geräusch verbundenes Ausatmen. Willensschwache Personen sind außerstande, selbst schwache Reflexreize zu überwinden.

Ein zweiter Umstand ist der, daß selbst unter geeigneten Bedingungen keineswegs alle Reflexe durch den Willen unterdrückt werden können. Nur solche reflektorische Bewegungen und überhaupt nur solche Reaktionen können willkürlich gehemmt werden, die auch willkürlich erzeugt werden können. Damit ist die ganze Fülle der an glatten Muskeln hervorzurufenden Reflexbewegungen von der Hemmung durch den Willen ausgeschlossen. Niemand ist imstande, die Pupillenverengung beim Lichteinfall, die Kontraktion der Blutgefäße bei Hautreizen oder die reflektorische Erektion willkürlich zu unterdrücken. Aber auch quergestreifte Muskeln, die der Wille nicht zur Zusammenziehung bringen kann, sind anscheinend durch den Willen an ihrer reflektorischen Tätigkeit nicht zu hindern. Dies dürfte z. B. vom Cremasterreflex und von dem des *M. bulbocavernosus* gelten. Ausgenommen sind ferner alle Reflexabsonderungen: die reflektorische Sekretion der Tränen, des Speichels u. a. m. Auch die Ejakulation des Samens kann nicht inhibiert werden; höchstens kann verhindert werden, daß der sie hervorrufende Reiz die zu ihrer Auslösung nötige Summationsgröße erreicht. Endlich wird der Wille auch bei der reflektorischen Tätigkeit der herzhemmenden Vagusfasern versagen.

Mit demselben Rechte, mit dem man in der Großhirnrinde das Organ sieht, in welchem die willkürlichen Bewegungsimpulse in die motorischen Bahnen geleitet werden, darf man in ihr auch die Quelle der willkürlichen Reflexhemmung sehen. Die experimentellen Erfahrungen an Tieren lehren nun in der Tat, daß das Gehirn im allgemeinen, bei den höheren Tieren die Großhirnrinde im besonderen, die Fähigkeit zur Hemmung spinaler und bulbärer Reflexe besitzt.

Bereits bei den Wirbellosen ist diese Beziehung vorhanden. Das Gehirn der Arthropoden (Oberschlundganglion) ist in erster Linie ein die Reflexe des Bauchmarkes hemmendes Organ. Nach seiner Fortnahme oder nach Durchschneidung der Schlundkommissuren treten die Reflexbewegungen des normalen Tieres (Putzreflex, Umdrehreflex, Abwehr-, Freß-, Schwimmreflex u. a. m.) schon bei schwächerer Reizung ein als sonst. Die Hemmung erstreckt sich auf die gleiche Körperhälfte[1]). Auch bei den Kephalopoden werden durch Entfernung des Cerebralganglions die Reflexe gesteigert[2]).

In betreff der Wirbeltiere sind vor allem die an Fröschen gemachten Beobachtungen anzuführen. Goltz[3]) wies nach, daß nach der Abtragung der Großhirnlappen gewisse Reflexe, die am unversehrten Tier vorhanden sein aber auch fehlen können, mit maschinenmäßiger Regelmäßigkeit eintreten. Dazu gehört das Quaken beim Drücken oder Streichen der Rückenhaut mit einem glatten Körper (Goltzscher Quakversuch); ferner der Umklammerungskrampf des brünstigen männlichen Frosches, der nicht nur wie der im Besitz seines Großhirns befindliche das trächtige Weibchen, sondern wahllos jeden ihm an die Brust gelegten Gegenstand umarmt. Dem unversehrten Tiere steht es frei, ob es den Reflex zulassen will oder nicht, dem des Großhirns beraubten ist das Vermögen, ihn zu hemmen, genommen.

Daß auch andere Teile des Froschgehirns die Fähigkeit der Reflexhemmung besitzen, haben die Versuche von Setschenow[4]) gezeigt. Mit Hilfe des Türckschen Verfahrens ermittelte dieser Forscher, daß nach der Abtrennung des Mittelhirns (*Lobi optici*) und des Kopfmarkes die Reflextätigkeit des Rückenmarkes zunimmt. Die Zunahme zeigt sich in einer Verkürzung der zur Auslösung der Hinterbeinreflexe erforderlichen Summationszeit des chemischen Reizes. Durch Reizung der genannten Hirnteile werden die Reflexe verzögert oder ganz gehemmt. Die reflexhemmende Bedeutung dieser Teile ist eine Folge ihrer Beziehungen zu den Sinnesfunktionen.

Setschenow hat geglaubt, aus diesen Beobachtungen auf die Existenz spezifischer, in tonischer Erregung befindlicher Reflexhemmungsmechanismen schließen zu müssen und hat diese seine Anschauung gegenüber den Angriffen zahlreicher Forscher aufrecht zu erhalten gesucht[5]). Indessen kaum mit Erfolg. Sicher ist nur, daß das Gehirn des Frosches, und zwar nicht nur das Großhirn, sondern vor allem auch das Mittelhirn, sowie das Kopfmark die Rückenmarksreflexe zu hemmen vermag, und es scheint, daß es diesen seinen Einfluß dauernd ausübt. Offenbar verdankt es aber diese Fähigkeit dem Umstande, daß es fortwährend Anregungen von seiten der Sinnesnerven empfängt.

---

[1]) A. Bethe, Pflügers Arch. **68**, 538, 1897. — [2]) J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biol., N. F. **13**, 597. — [3]) Fr. Goltz, Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869, S. 1, 20, 39. — [4]) J. Setschenow, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarkes im Gehirn des Frosches. Berlin 1863. — [5]) Von den zahlreichen Arbeiten, die sich mit diesem Gegenstande beschäftigt haben, seien folgende angeführt: A. Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action reflexe. Turin 1864; F. Matkiewicz, Zeitschr. f. rationelle Medizin (3. Reihe) **21**, 230, 1864; A. Danilewsky, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1866, S. 677 u. S. 707; J. Setschenow, Zeitschr. f. rat. Medizin (3. Reihe) **23**, 6, 1865; Derselbe u. W. Paschutin, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865; E. Cyon, Beitr. zur Anat. u. Physiol., als Festgabe Karl Ludwig von seinen Schülern. Leipzig 1875, S. 166; J. Setschenow, Pflügers Arch. **10**, 163, 1875; W. Schlösser, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 303; P. Albertoni, Arch. ital. de Biol. **9** (1887) u. Zentralbl. f. Physiol. 1888, S. 733.

Wir werden später sehen, daß das nervöse Zentralorgan durch zentripetale Einflüsse in seiner Fähigkeit, Reflexreize zu beantworten, geschädigt oder sogar gänzlich gehindert werden kann. Dem Gehirn strömen solche Reize fortwährend zu. Insbesondere kommen hier die Anregungen seitens des Gesichtssinnes in Betracht. Geblendete oder im Dunklen gehaltene Frösche zeigen gesteigerte Reflexe; auch stellt sich nach Durchschneidung der Sehnerven der Quakreflex mit derselben Regelmäßigkeit ein wie bei großhirnlosen Tieren[1]).

Daß gerade das Mittelhirn eine besonders ausgesprochene Fähigkeit zur Reflexhemmung besitzt, folgt aus seinen Beziehungen zu den Sinnesfunktionen im allgemeinen und zum Gesichtssinn im besonderen; sehen wir doch bei allen niederen Vertebraten aus dem Dache der Zweihügel *(Lobi optici)* die Sehnerven hervorgehen. Das Verhältnis der Oblongata zu den sensiblen Bahnen und besonders zum *N. acusticus*[2]) macht die Beziehungen dieses Abschnittes zur Reflexhemmung verständlich. Nicht spezifische Reflexhemmungszentren sind demnach in diesen Teilen des Froschgehirns gelegen, sondern es folgt ihr tonischer Einfluß auf die reflektorische Tätigkeit des Rückenmarkes lediglich aus den ihnen zuströmenden Sinnesreizen.

Bei der Schildkröte scheinen die *Lobi optici* eine analoge Bedeutung für die Reflexhemmung zu besitzen wie beim Frosch; dies geht aus den Untersuchungen von Fano[3]) hervor. Nach Entfernung dieses Hirnteiles stellen sich hier unaufhörliche Ortsbewegungen ein, die vom Kopfmark her angeregt und, solange die *Lobi optici* unversehrt sind, durch diese gehemmt werden. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese von Fano als automatisch bezeichneten Bewegungen als reflektorisch auffaßt.

Die reflexhemmende Wirksamkeit des Froschhirns ist, wie ich[4]) gezeigt habe, eine gekreuzte, dergestalt, daß Abtrennung einer Hirnhälfte eine Steigerung, einseitige Reizung eine Hemmung der Reflexe des entgegengesetzten Hinterbeines herbeiführt. Die gekreuzte Reflexsteigerung erscheint nach einseitiger Schnittführung durch die Sehhügelgegend oder hinter den *Lobi optici* oder durch das Kopfmark dicht hinter der Kleinhirnleiste, während die Durchtrennung der einen Kopfmarkhälfte hinter der Spitze des *Calamus scriptorius* die Reflexe des gleichseitigen Hinterbeines steigert.

Mit den Versuchen an Kaltblütern stimmen die an Säugetieren gemachten Beobachtungen überein. Entsprechend dem stärkeren Hervortreten der Hirnrinde wird hier die cerebrale Reflexhemmung zu einer corticalen. Bei Hunden tritt, wie besonders Goltz gezeigt hat, nach ausgedehnten Verstümmelungen des Großhirns eine deutliche Reflexsteigerung und damit eine Fülle von merkwürdigen Reflexerscheinungen zutage, die beim unversehrten Tiere gar nicht oder nur zuweilen nachweisbar sind[5]).

Hierhin gehört der Kratzreflex (Kratzbewegungen mit dem entsprechenden Hinterfuß beim Krauen der seitlichen Bauchhaut), der Leckreflex (rhythmisches

---

[1]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 435. Vgl. auch Fubini, Moleschotts Unters. zur Naturlehre usw. **11**, 586, 1876; O. Spode, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, S. 113; W. v. Boetticher in W. Preyers Sammlung physiologischer Abhandlungen, II. Reihe, **3** (1878); L. Merzbacher, Pflügers Arch. **81**, 222, 1900. Ich bemerke dazu, daß ich meine frühere Meinung, der Erfolg der Großhirnentfernung nach Goltz beruhe auf der gleichzeitigen Durchschneidung der Sehnerven, nicht mehr aufrecht erhalte. — [2]) L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. 6. Aufl. Leipig 1900. 7. bis 10. Vorlesung. — [3]) G. Fano, Pubblicaz. del R. Istituto di studi superiori. Firenze 1884; Arch. ital. de biol. **39**, 96, 1903; Fano e Lourie, Riv. speriment. di Freniatr. e Medicina legale ann. XI. 1885. — [4]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 96. — [5]) Fr. Goltz, Pflügers Arch. **13**, 427, 1877; **34**, 475, 1884; **42**, 443, 1888; **51**, 576, 1892. Vgl. auch Ch. Richet, ebenda **37**, 625, 1885; E. Gergens, ebenda **14**, 340, 1877.

Ausstrecken der Zunge beim Kitzeln der Schwanzwurzelgegend), der Schüttelreflex (Schütteln wie nach dem Bade beim Krauen des Nackens); ferner Gähnen beim Streichen über den Unterkieferrand, Grunzen bei sanftem Reiben des Nasenrückens u. a. m.

Offenbar haben solche Tiere die Fähigkeit der willkürlichen Steuerung ihrer spinalen und bulbären Reflexe verloren.

Auch der von Sherrington aufgefundene, auf zentripetale Erregungen zurückzuführende Spasmus der Extensoren ist hier anzuführen, der bei Affen und anderen Säugetieren nach Fortnahme des Großhirns auftritt und zweifellos einer Erhöhung der Reflexerregbarkeit seine Existenz verdankt. Wenn er nicht spontan auftritt, kann man ihn durch leises Streichen der betreffenden Extremität hervorrufen. Nach einseitiger Entfernung des Großhirns wird die operierte Körperseite von der spastischen Steifigkeit befallen[1]).

Man hat ferner gefunden, daß bei Hunden durch mechanische und elektrische Erregung der vorderen Hirnlappen die Hautreflexe deprimiert werden können[2]). In Übereinstimmung damit scheint die Angabe zu stehen, daß bei Hunden und Affen die Fortnahme der Stirnlappen, besonders der gleichseitigen, die Reflexzeit verkürze, ihre Reizung sie verlängere[3]). Bei cerebralen Hemiplegien findet man auch beim Menschen sehr oft eine deutliche Zunahme in der Reflexerregbarkeit der gelähmten Glieder.

Die hohe Reflexerregbarkeit der Neugeborenen ist vermutlich dadurch bedingt, daß die Fähigkeit des Gehirns zur Reflexhemmung erst langsam im extrauterinen Leben erstarkt (Soltmann).

Mit den erörterten Einflüssen des Gehirns hängt zusammen, daß auch der hohen Durchschneidung des Rückenmarkes eine Reflexsteigerung folgt. Sie ist in allen Wirbeltierklassen zu beobachten, doch kann ihr Auftreten durch verschiedene Momente beeinträchtigt werden.

Vor allem durch den mit jeder Operation am Zentralnervensystem verbundenen Shock, der besonders bei den dem Menschen näher stehenden Säugetieren sehr ausgesprochen ist und nur langsam schwindet, doch selbst bei den Amphibien nicht fehlt. Bei Durchschneidungsversuchen muß sein Abklingen abgewartet werden, um die Reflextätigkeit des Rückenmarkes in ihrer vollen Höhe beobachten zu können. Die dazu nötige Zeit kann von sehr verschiedener Größe sein. Am geringsten ist der Shock bei glatten Durchschneidungen des Markes mit scharfen Instrumenten.

Ein weiteres Hindernis bilden die Zirkulationsstörungen, die teils durch die Durchschneidung wichtiger Rückenmarksgefäße *(Art. spinalis anterior)*, teils durch das Sinken des arteriellen Blutdruckes verursacht werden. Ihnen kann man zuweilen durch eine subcutane oder intravenöse Salzwasserinfusion begegnen.

Bei Warmblütern hat man bei Operationen dieser Art durch künstliche Atmung für den Ersatz der etwa aufgehobenen natürlichen Sorge zu tragen, ebenso auch der allzu großen Abkühlung durch geeignete Maßregeln vorzubeugen.

Die Übelstände des mit der Rückenmarksdurchschneidung verbundenen Shocks lassen sich durch unblutige Ausschaltung des Gehirns vermeiden. Man kann zu diesem Zwecke sich der Unterbindung der vier Gehirnarterien (nach Kußmaul und Tenner) bedienen, doch führt diese nur beim Kaninchen sicher zum Ziele; auch hat man sich zu erinnern, daß dabei auch das Cervicalmark der Blutversorgung beraubt wird, die vorderen Extremitäten also aus der Prüfung der Reflextätigkeit ausscheiden. Die der akuten Hirnämie folgenden Krämpfe und ihre Folgen (Lungen-

---

[1]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London **60** (1896); Journ. of Physiol. **22**, 319, 1898; Philos. Transact. Roy. Soc. **190**, 178, 1878. — [2]) L. N. Simonoff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1866, S. 545. — [3]) G. Libertini, Arch. p. l. science mediche. **19**, 337, 1895; G. Fano, Atti della R. Accad. dei Lincei anno 292, **4** (ser. 5), 1895 und Arch. ital. de biol. **24** (3), 1895.

ödem) vermeidet man nach meinen Erfahrungen am besten durch mäßige Narkose. Vortreffliche Dienste leistet die Embolisierung der Gehirngefäße durch geschmolzenes Paraffin[1]). Man spritzt leicht schmelzendes Paraffin, das auf etwa 48° C erwärmt ist, in das peripherische Ende einer Carotis ein und kann dadurch sämtliche Gehirnarterien bis in die Vertebrales hinein verstopfen. Bei Einleitung künstlicher Atmung kann man danach die spinalen Reflexe oft stundenlang beobachten. Diese Methode gibt auch nach unseren Erfahrungen bei Kaninchen, Katzen und Hunden vorzügliche Erfolge. Haut- und Sehnenreflexe sind danach oft enorm gesteigert.

Bei tieferen Rückenmarksdurchschneidungen hat man die Möglichkeit, Tage und Wochen zu warten, bis man zur Prüfung der Reflexe schreitet. Doch setzen dieser späten Untersuchung die sekundäre Degeneration der absteigenden Rückenmarksbahnen und die sich an sie anschließenden, auch auf die gangliösen Elemente der Vorderhörner sich erstreckenden anatomischen Veränderungen eine Grenze. Sehr richtig hebt Sherrington[2]) hervor, daß man zur Untersuchung der Reflexe in diesen Fällen den Zeitraum herauszufinden hat, der zwischen dem Schwinden der Shockerscheinungen und dem Eintritt der degenerativen Störungen gelegen ist. Bei den dem Menschen nahestehenden Säugern und beim Menschen selbst kann dieser Zeitraum sehr kurz sein.

Handelt es sich nicht um glatte Durchtrennungen des Rückenmarkes, sondern um langsame Durchquetschungen, so ist die Gefahr, die funktionellen Leistungen des Rückenmarkes, besonders auch seine reflektorischen, erheblich und in abnormer Weise beschränkt zu finden, sehr groß. Dies ist für die Beurteilung des Verhaltens des menschlichen Rückenmarkes nach totalen „Querschnittsläsionen" von großer Wichtigkeit. Bei ungenügender Berücksichtigung dieses Umstandes könnte man dazu gelangen, dem vom Gehirn völlig abgetrennten Rückenmark des Menschen die Fähigkeit, Reflexe zu vermitteln, ganz abzusprechen. Es ist richtig, daß in einer ganzen Reihe von Fällen bei völliger Isolation des Rückenmarkes die Reflexe überhaupt oder wenigstens die Sehnenreflexe fehlten; andererseits sind aber Fälle bekannt, wo sie vorhanden waren, und solche, in denen sie — ganz dem entsprechend, was nach dem Tierversuch erwartet werden mußte — deutlich gesteigert waren. Nur die letzteren lassen das Verhalten des isolierten Spinalmarkes rein erkennen; allen Fällen, in denen die Reflexe fehlen oder abgeschwächt sind, kommt keine physiologische und wahrscheinlich auch eine nur sehr unsichere klinisch-diagnostische Bedeutung zu[3]).

b) Zentripetale Reflexhemmung.

Durch Reizung zentripetaler Nerven lassen sich die Reflexbewegungen unterdrücken oder wenigstens abschwächen.

Diese Tatsache ist schon lange bekannt. So erwähnt bereits Marshall Hall[4]), daß das Niesen oft durch starkes Reiben der Nase aufgehalten werden

---

[1]) M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. 26, 260, 1890; L. Asher und F. Lüscher, ebenda, N. F., 20, 499, 1899. — [2]) Ch. S. Sherrington, Phil. Transact. Roy. Soc. London 190, 128 ff., 1898 und Schäfers Text-book of Physiol. 2, 848, 1900. — [3]) Von der umfangreichen Literatur dieses Gegenstandes seien folgende Schriften angeführt: Ch. Bastian, Brit. med. Journ. 1, 480, 1890. (Ref. im Neurol. Zentralbl. 10, 151, 1891); L. Bruns, Neurol. Zentralbl. 12, 28, 1893 und Arch. f. Psychiatrie 25 (1893); M. Nonne, Arch. f. Psychiatrie 33 (1900); F. Brasch, Fortschritte der Medizin 18, 121, 1900; W. Kausch, Mitt. a. d. Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie 7 (1901; Ref. im Neurol. Zentralbl. 21, 165, 1902); F. Jolly, Neurol. Zentralbl. 21, 334, 1902. Vom Standpunkte der Chirurgie ist die Frage ausführlich behandelt bei Th. Kocher in den Mitteilungen a. d. Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie 1 (4), 1896; ber. S. 514 ff. und S. 553; und bei W. Wagner u. P. Stolper, Die Verletzungen der Wirbelsäule und des Rückenmarks (Deutsche Chirurgie, Lieferung 40). Stuttgart 1898, S. 73 ff. — [4]) M. Hall, Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems. Deutsch von Fr. J. Behrend, Leipzig 1842, S. 410.

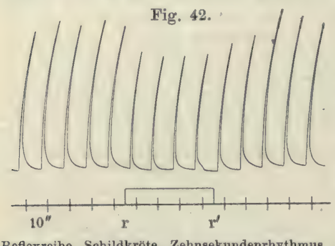
kann. v. Graefe beobachtete, daß der tonische Reflexkrampf der Augenlider durch Druck auf die Austrittsstellen der Trigeminusäste gehemmt werden kann; die Augenlider springen dabei wie durch Federdruck auf[1]).

Bei Tierversuchen kann man sich von der zentripetalen Hemmung der Reflexbewegungen leicht überzeugen.

Vor allem bei Kaltblütern[2]). Der Quakreflex des Frosches wird durch heftige Reizung von Empfindungsnerven (Druck auf eine Pfote) unterdrückt (Goltz). Reizt man den linken Ischiadicus elektrisch, so kann man währenddem vom rechten Bein aus durch mechanische Reize keine Reflexbewegungen auslösen.

Das Vorhandensein des Gehirns ist für den Erfolg dieser Art von Reflexhemmung nicht erforderlich, auch am isolierten Rückenmark lassen sich die Reflexe durch Reizung sensibler Nerven hemmen[3]). Reizt man die Zehenhaut einer Schildkröte, der man das Rückenmark in der Höhe des dritten bis vierten Halswirbels durchschnitten hat, in gleichen Zeitabständen (alle 10″) durch eine kleine Anzahl von Induktionsschlägen von stets gleicher Stärke, so zeichnet das betreffende Hinterbein eine Reihe von regelmäßigen, in ihrer Höhe nur unbedeutend schwankenden Reflexbewegungen auf. Quetscht man nun die Zehen des anderen Hinterbeins oder eines Vorderbeins oder den Schwanz oder eine andere Hautstelle durch Anlegen einer kleinen Arterienklemme, so vermindert sich während der Quetschungsdauer, mindestens aber in der ersten Zeit derselben die Höhe der Reflexbewegungen sehr merklich. Fig. 42 (nach eigenem Versuch) gibt ein Bild dieses Verhaltens.

Fig. 42.



Reflexreihe, Schildkröte, Zehnsekundenrhythmus. Von *r* bis *r′* Druckklemme am rechten Vorderfuß.

Schon schwache Reize genügen oft zur Herbeiführung einer deutlichen Reflexhemmung. Berührt bei Benutzung des Türckschen Verfahrens der Reflexprüfung das nicht reagierende Bein des Frosches die Wand des die Säure enthaltenden Gefäßes, so findet man die Zeit bis zum Herausheben der gereizten Pfote stets merklich verlängert[4]). Die rhythmischen Schlängelreflexe geköpfter Schlangen werden durch die leiseste Berührung einer beliebigen Hautstelle gehemmt[5]).

Ebenso lassen sich die Reflexe der Säugetiere beeinflussen. Die lebhaften Reflexäußerungen des Hundes, dessen Rückenmark an der unteren Grenze des Brustmarkes durchschnitten worden ist, werden durch gleichzeitige Hautreize sämtlich gehemmt[6]): Die reflektorischen Pendelbewegungen der senkrecht herabhängenden Hinterbeine hören auf, wenn man den Schwanz kneift; ebenso schwindet die durch Reiben der Vorhaut hervorgerufene Erektion, wenn die Pfote oder der Schwanz gedrückt wird; der durch Einführen des Fingers in den Mastdarm zu rhythmischen Zusammenziehungen gebrachte Afterschließmuskel stellt diese ein, wenn man die Haut reizt.

---

[1]) Angeführt von A. Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. u. Therapie **3**, 135, 12. Aufl., 1899. — [2]) A. Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe, Turin 1864. Fr. Goltz, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1865, Nr. 45; Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869, Abschn. 1 u. 3. A. Freusberg, Pflügers Arch. **10**, 174, 1875. O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1880, Nr. 28; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 141. J. Setschenow, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches, Graz 1868. — [3]) H. Nothnagel, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1869, Nr. 14; Virchows Arch. f. pathol. Anatomie **49**, 273 ff. Lewisson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1869, S. 225. — [4]) O. Langendorff, ebenda 1877, S. 99. — [5]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **27**, 191, 1882. — [6]) A. Freusberg, Pflügers Arch. **9**, 358, 1874 und **10**, 174, 1875.

Auch die Sehnenreflexe lassen sich durch Reizung sensibler Nerven hemmen. Beim Kaninchen, dessen Rückenmark durchschnitten ist, bleibt der Achillessehnenreflex mehrere Sekunden bis zwei Minuten lang aus, wenn man den *N. peroneus* oder den *N. cutaneus cruris posterior* durchschneidet[1]). Reizung des zentralen Stumpfes der den Flexoren des Unterschenkels zugehörigen Nerven unterdrückt den Patellarreflex bei der Katze[2]). Beim Menschen kann derselbe Reflex durch Reizung der Conjunctiva, der Nasenschleimhaut und durch Hautreize gehemmt werden[3]).

Tonische Reflexe werden ebenfalls durch Reizung von Empfindungsnerven aufgehoben. An abgekühlten Fröschen gerät das Hinterbein nach Reizungen für lange Zeit in Beugestellung; übt man nun einen leichten Druck auf die Zehen des anderen Fußes, so fällt das angezogene Bein sofort wie gelähmt herab[4]). In gewißen Stadien der Morphinnarkose lassen sich bei Hunden reflektorisch leicht tonische Muskelzusammenziehungen erzeugen. Leichte Berührung der Haut genügt, um sie sofort verschwinden zu machen[5]). Der von Filehne entdeckte reflektorische Ohrlöffeltonus des Kaninchens hört sofort auf und das aufgerichtete Ohr sinkt zurück, wenn man dessen Spitze oder einen Punkt der Außenfläche leicht berührt oder durch einen Luftstrom anbläst[6]). Auch die tagelang andauernde reflektorische Extensorensteifigkeit des Großhirns beraubter Säugetiere läßt sich durch Hautreize, durch Reizung sensibler Nerven und Nervenwurzeln beseitigen[7]). Hierher gehört auch die oben erwähnte Angabe von Graefe. Ähnliche Beobachtungen kann man übrigens auch an glatten Muskeln machen. Hat man einem Kaninchen oder einer Katze den Halssympathicus durchschnitten oder das obere Halsganglion entfernt, so bewirkt Reizung des proximalen Ischiadicusendes nach wie vor Pupillenerweiterung, die jetzt nur durch Hemmung des (reflektorischen) Tonus des *Sphincter iridis* zustande kommt[8]).

Der Wille vermag, wie oben bemerkt wurde, nur solche reflektorische Bewegungen zu hemmen, die auch willkürlich erzeugt werden können. Durch Reizung zentripetaler Nerven dagegen werden, wie aus dem Angeführten folgt, auch die Reflexe solcher Muskeln unterdrückt, die dem Willen entzogen sind. Ebenso hemmt Hautreizung auch den Erfolg der reflektorischen Vagusreizung beim Goltzschen Klopfversuch: Das Klopfen der Baucheingeweide führt hier nicht zum Herzstillstand[9]). Es wird hier sozusagen eine reflektorische Hemmung gehemmt. Endlich ist auch die Unterdrückung sekretorischer Reflexe durch Reizung sensibler Nerven beschrieben worden. Die Absonderung des Pankreassaftes wird durch Reizung des proximalen Vagusstumpfes und anderer sensibler Nerven aufgehoben[10]). Ebenso wird die durch zentrale Lingualisreizung herbeigeführte Speichelsekretion durch Reizung des *N. ischiadicus* unterdrückt[11]).

Wenn Reflexbewegungen durch Reizung von Empfindungsnerven gehemmt werden, so bedeutet dies aller Wahrscheinlichkeit nach, daß die den Ursprungsort der Bewegungsnerven bildenden Nervenzellen der Vorderhörner

---

[1]) M. Sternberg, Die Sehnenreflexe, Leipzig und Wien 1897, S. 90. — [2]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London **52**, 1892. — [3]) H. P. Bowditch and J. W. Warren, Journ. of Physiol. **11**, 25, 1890. — [4]) W. Biedermann, Pflügers Arch. **80**, 423, 1900. — [5]) N. Bubnoff u. R. Heidenhain, ebenda **26**, 178 ff., 1881. — [6]) Nach eigener Beobachtung. — [7]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London **60**, 414; Journ. of Physiol. **22**, 319; Philosoph. Transact. Roy. Soc. London **190** B, 179, 1898. — [8]) A. Steil, Pflügers Arch. **58**, 161, 1894. Daselbst die frühere Literatur. O. Langendorff, Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde, 38. Jahrg., 1900. — [9]) Fr. Goltz, Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869, S. 41. — [10]) N. Bernstein, Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1869, S. 106. M. Afanassiew und J. Pawlow, Pflügers Arch. **16**, 182, 1878. — [11]) J. Pawlow, ebenda **26**, 272, 1878.

in einen lähmungsartigen Zustand versetzt werden. Da dieselben Nervenzellen auch die Aufgabe haben, die vom Gehirn ausgehenden Bewegungsimpulse den Muskeln zu übermitteln, so ist anzunehmen, daß durch ähnliche Einflüsse auch die Willkürbewegungen gelähmt werden können. Man nennt diesen Zustand (nicht ganz zutreffend) **Reflexlähmung**.

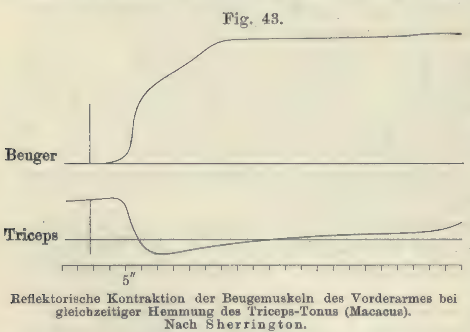
Bei Tieren (Kaninchen, Hunden) sind solche Erscheinungen nach experimenteller Quetschung von Eingeweiden (Nieren, Uterus, Blase, Darm) von Lewisson[1]) beobachtet worden, nachdem schon lange Zeit vorher (Stanley, Graves, Henoch, Romberg) gewisse Rückenmarkslähmungen beim Menschen, die man im Gefolge von Blasen-, Nierenerkrankungen u. ä. hatte auftreten sehen, als reflektorisch gedeutet worden waren (*Paraplegia urinaria, P. uro-genitalis*). Das Vorkommen solcher Lähmungen beim Menschen steht fest; ob sie aber immer funktioneller Natur sind und nicht vielmehr auf aufsteigende Neuritiden usw. bezogen werden müssen, ist fraglich. Jedenfalls kann aber die Möglichkeit echter Reflexlähmungen nicht bestritten werden. Für ihre physiologische Verwertung würde es nichts ausmachen, wenn man sie, wozu einige Kliniker geneigt sind[2]), samt und sonders in das Gebiet der hysterischen Lähmungen verweisen müßte.

c) Antagonistische Innervation.

Ruft man willkürlich oder durch Reizung der Hirnrinde oder auch reflektorisch die Tätigkeit einer Muskelgruppe hervor, so tritt in vielen Fällen neben ihr ein Nachlassen des Tonus der entsprechenden Antagonistengruppe ein[3]). Man kann aber auch sagen: Bewirkt man willkürlich oder durch Reizung eines sensiblen Nerven die Erschlaffung eines reflektorisch kontrahierten Muskels, so entsteht häufig zugleich eine Zusammenziehung der Antagonisten.

Reizt man z. B. bei der Katze einen Zweig des für die Unterschenkelbeuger bestimmten Nerven, so entsteht gleichzeitig eine reflektorische Kontraktion der von den übrigen Zweigen versorgten Flexoren und eine Erschlaffung der Streckmuskeln nebst Unfähigkeit derselben, den Kniesehnenreflex zu erzeugen[4]). Einen ähnlichen Versuch (an der vorderen Extremität eines Affen) zeigt Fig. 43.

Fig. 43.



Reflektorische Kontraktion der Beugemuskeln des Vorderarmes bei gleichzeitiger Hemmung des Triceps-Tonus (Macacus). Nach Sherrington.

Die tonische Reflexbeugung eines Hinterbeines beim abgekühlten Frosch schwindet, wenn man die Zehen des anderen Beines drückt; zugleich tritt oft eine aktive Zusammenziehung von dessen Streckmuskeln ein[5]). Die durch Reizung der Haut herbeigeführte Pupillenerweiterung beruht teils auf einer Hemmung des reflektorischen Sphinctertonus, teils auf einer aktiven Zusammenziehung des Dilatators.

---

[1]) Lewisson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1869, S. 255. — [2]) A. Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. u. Therapie 3, 69, 12. Aufl. 1899. — [3]) Vgl. H. E. Hering, Die intrazentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur. Ergebn. d. Physiol., 1. Jahrg., 2. Abt., 1902, S. 518 ff. — [4]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London 52 (1893); 59 (1896). — [5]) W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 426, 1900; daselbst sind auch frühere Angaben anderer Forscher angeführt.

Auch bei der willkürlichen Hemmung der Reflexe kann, wie die Selbstbeobachtung lehrt, eine Innervation antagonistischer Muskeln mitspielen. Um den Lidreflex zu unterdrücken, öffnet man die Augen möglichst weit; um nicht niesen zu müssen, verharrt man in der Inspirationsstellung und preßt Lippen und Zähne zusammen; durch Exspirationsanstrengung sucht man den Inspiratorenkrampf zu unterdrücken, der beim Einsteigen in ein kaltes Bad entsteht u. a. m.[1]).

So sehr auch die antagonistische Innervation geeignet ist, im Sinne der beabsichtigten Reflexhemmung zu wirken, so geht es doch nicht an, die Hemmung von Reflexen lediglich oder für die Mehrzahl der Fälle auf die Antagonistenwirkung zurückzuführen und die Existenz einer echten Reflexhemmung zu leugnen[2]). Gegen eine solche Auffassung sprechen zahlreiche experimentelle Erfahrungen.

Einmal kann man durch zentripetale Reize die Reflexe auch solcher Muskeln hemmen, die, wie der *Sphincter ani*, gar keine Antagonisten besitzen[3]) oder deren Antagonisten man entnervt hat (Entnervung des *Dilatator iridis* durch Fortnahme des oberen Halsganglions und Fortbestehen der Pupillenerweiterung auf Hautreize; Hemmung des Patellarreflexes nach Durchschneidung des den antagonistischen Flexoren zugehörigen Nerven[4]). Ferner hat Goltz bewiesen, daß bei der Hemmung des Klopfreflexes nicht etwa Beschleunigungsnerven des Herzens in Tätigkeit kommen[5]). Außerdem ist anzuführen, daß die zur Reflexhemmung ausreichenden Hautreize oft viel zu schwach sind, um eine reflektorische Muskeltätigkeit auszulösen; daß bei der Hemmung komplizierter Reflexe eine Menge von Muskeln in geordnete und quantitativ gut abgestufte Tätigkeit versetzt werden müßte, um den Reflex genau, und ohne daß ein Überschuß bleibt, zu kompensieren; daß man endlich zuweilen infolge stärkerer Hautreize bei völliger Reflexlosigkeit eine Erschlaffung der ganzen Körpermuskulatur beobachtet hat.

Mit den Reflexhemmungen auf zentripetalem Wege ist nahe verwandt die Hemmung, die auch automatische Bewegungen durch Reizung afferenter Nerven erfahren können. Daß auch hier sich eine antagonistische Innervation bemerklich machen kann, lehren die Erfahrungen am Atmungszentrum bei Vagusreizung. Schwache Tetanisierung des *N. laryngeus superior* nämlich führt einfache Inspirationshemmung, stärkere dazu eine aktive Zusammenziehung der Exspiratoren herbei[6]). Chemische Reizung der nasalen Ausbreitung des *N. trigeminus* bewirkt allerdings von vornherein neben der Hemmung der Inspiration einen Exspirationskrampf; doch tritt die Hemmung auch nach experimenteller Ausschaltung der in Betracht kommenden Antagonisten ein, so daß also auch hier die Existenz einer genuinen Hemmung gesichert ist[7]).

d) Bahnung der Reflexe (Reflexförderung).

Ebenso wie die Reflexe durch corticale, subcorticale und spinale Einflüsse gehemmt werden können, so vermögen auch Einwirkungen dieser Art die Reflexe zu verstärken und nicht ausreichende Reflexreize wirksam zu machen. Exner, der diese schon von Wundt[8]) und Freusberg[9]) unter-

---

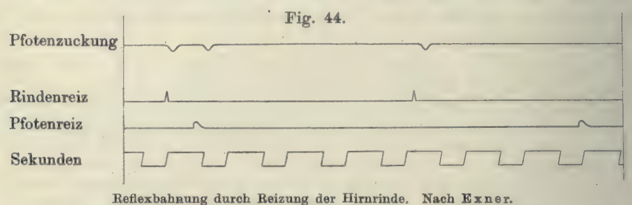
[1]) W. Schlösser, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 303. — [2]) H. Munk, Verhandl. Physiol. Ges. Berlin 1881/82; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881. — [3]) J. R. Ewald, Pflügers Arch. **94**, 46, 1903 (Anmerk.); Fr. Goltz, ebenda **8**, 480, 1874. Siehe auch R. Heidenhain, ebenda **26**, 552 ff., 1881. — [4]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London 1892, und Zentralbl. f. Physiol. **12**, 483, 1898 (4. Intern. Physiologenkongreß Cambridge). — [5]) Fr. Goltz, Funktionen der Nervenzentren, S. 12 ff. — [6]) J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus, Berlin 1862, S. 219 ff. — [7]) C. Wegele, Verhandl. Physik.-med. Ges. Würzburg, NF., **17**, Nr. 1, 1882. — [8]) W. Wundt, Unters. z. Mechanik d. Nerven u. Nervenzentren. Stuttgart 1878, 2. Abtlg., S. 84 ff. — [9]) A. Freusberg, Pflügers Arch. **10**, 174, 1874.

suchten Erscheinungen näher studierte, hat für sie den Namen Bahnung eingeführt [1]).

Bis zu einem gewissen Grade decken sich die unter diesen Begriff fallenden Vorgänge mit dem bereits oben behandelten der Summation der Reize, doch ist der Begriff der Reflexförderung der weiter gehende, die Summation nur ein spezieller Fall.

Zunächst zeigt es sich, daß subminimale Reflexreize bei Säugetieren durch gleichzeitige oder kurz vorhergehende Reizung der Hirnrinde wirksam werden können. Die beistehende Aufzeichnung gibt dafür ein gutes Beispiel.

Fig. 44.



Reflexbahnung durch Reizung der Hirnrinde. Nach Exner.

Der schreibende Muskel ist der *Abductor pollicis* des Kaninchens. Der erste Hautreiz ist wirksam, nachdem ihm eine Gehirnreizung kurz vorhergegangen ist; der zweite ist ohne Wirkung, da seit dem letzten Rindenreiz schon mehrere Sekunden verflossen sind.

Die Hirnreizung kann für sich ebenfalls unwirksam sein und doch die Fähigkeit haben, den Reflex zu fördern. Daß auch das Umgekehrte stattfinden, daß eine unter der Schwelle liegende Rindenreizung durch vorhergehende sehr leichte Hautreize wirksam gemacht werden kann, haben Heidenhain und Bubnoff [2]) gezeigt.

Wenn der Hautreiz für sich bereits eine schwache Wirkung hat, wird diese erheblich verstärkt, wenn man die Hirnrinde mit subminimalen Wechselströmen tetanisiert.

Natürlich erstreckt sich die fördernde Wirkung der Rindenreizung nur auf eine gewisse Zeit; nach 0,6 Sek. ist sie noch deutlich, nach etwa einer Sekunde eben verschwunden [3]).

Ob der Wille ebenso wie er reflexhemmend eingreift, die Reflextätigkeit auch zu fördern vermag, ist noch nicht ganz klargestellt. Die Erwartung eines Reflexreizes scheint das Reflexzentrum gewissermaßen laden zu können, so daß der erfolgende Reiz einen schnelleren und kräftigeren Erfolg hat. Doch erweist sich andere Male auch wieder die auf den Reiz oder ihren Erfolg gerichtete Aufmerksamkeit als störend; so kann der Patellarreflex dadurch vereitelt werden, während er bei Ablenkung der Aufmerksamkeit leicht erzielt wird [4]).

---

[1]) Sigm. Exner, ebenda **28**, 487, 1882; Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen, Leipzig u. Wien 1894, S. 76. Trotzdem der Ausdruck Bahnung sich sprachlich empfiehlt, ist er doch nicht ganz unbedenklich, da er bestimmte, vielleicht nicht zutreffende Vorstellungen über die zentrale Mechanik erweckt, die diesen Vorgängen zugrunde liegt. Das Wort Reflexverstärkung trifft auch nicht das Richtige, da nicht vorhandene Reflexe nicht verstärkt werden können. Vielleicht wäre es am besten, den ganz voraussetzungslosen Ausdruck Reflexförderung zu verwenden. — [2]) N. Bubnoff u. R. Heidenhain, Pflügers Arch. **26**, 174 ff., 1881. — [3]) S. Exner, Entwurf usw. S. 77. — [4]) Darauf beruht meiner Meinung nach der Erfolg des sog. Jendrássikschen Kunstgriffs (Neurol. Zentralbl. 1885,

Eine Reflexförderung entsteht auch infolge peripherischer Einwirkungen. Daß gewiße Sinnesreize in dieser Beziehung sehr wirksam sind, geht aus zahlreichen Beobachtungen [1]) hervor. Akustische und optische Reize, Anblasen der Conjunctiva, leichte taktile Reizung verschiedener Hautstellen, ein kaltes Bad u. a. m. steigern oft die Reflexe und lassen sie zum Vorschein kommen, wo sie fehlen. Dies gilt für Tiere, wie für Menschen. Bei diesen kann man z. B. das erfolglose Beklopfen der Patellarsehne durch Reiben oder Kneten der Haut wirksam machen. Aber auch starke Hautreize, Tetanisieren des *N. ischiadicus* und anderer Nerven wirken oft bahnend.

Im allgemeinen können dieselben zentripetalen Einflüsse, die reflexhemmend wirken, auch reflexfördernd sein. Es läßt sich zurzeit noch nicht sagen, unter welchen Bedingungen die eine oder die andere Wirkung hervortritt. Die Reizstärke scheint von geringer Bedeutung zu sein; denn starke sowohl als schwache Reize können hemmen und fördern. Auch der Angriffsort ist nicht maßgebend; denn beiderlei Wirkungen erzielt man von den verschiedensten Körperstellen aus, gleichgültig, ob sie dem reflextätigen Gliede selbst angehören oder von ihm mehr oder weniger weit entfernt sind. Sicher ist aber der Zustand bedeutsam, in dem sich zur Zeit des einfallenden Zusatzreizes das Reflexorgan befindet. Der in starker Reflexaktion befindliche — etwa dauernd erregte — Zentralapparat wird leichter gehemmt, die Wirksamkeit des untätigen oder in schwacher Tätigkeit begriffenen leichter gefördert [2]). So wirkt auch, wenn es erlaubt ist, statt eines Reflexzentrums ein automatisches anzuführen, schwache Momentreizung des proximalen Vagusstumpfes inspiratorisch, wenn sie in die Exspiration fällt, exspiratorisch (d. h. inspirationshemmend), wenn sie im Inspirationsmoment eintritt [3]).

e) Erklärung der Reflexhemmung und -bahnung.

Das Phänomen der Reflexhemmung hat die verschiedensten Erklärungen erfahren [4]). Teilweise sind diese bereits im vorhergehenden erwähnt worden.

S. 412), der darin besteht, daß man das Individuum, dessen Kniesehnenreflex untersucht werden soll, eine willkürliche Kontraktion der Armmuskeln ausführen läßt.

[1]) S. Exner, Pflügers Arch. 28, 498, 1882. S. Weir Mitchell and Lewis, Med. News 1886. H. P. Bowditch and J. W. Warren, Journ. of Physiol 11, 25, 1890. J. Schreiber, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 35, 254, 1884. — [2]) Siehe dazu R. Heidenhain, Pflügers Arch. 26, 546, 1881. — [3]) N. Wedensky, ebenda 27, 1, 1882. Die Angaben dieses Forschers scheinen mir durch die widersprechenden Befunde von Lewandowsky (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1896, S. 205) nicht widerlegt zu sein. — [4]) J. Setschenow, Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen usw. Berlin 1863. H. Nothnagel, Virchows Arch. f. pathol. Anat. 49, 267, 1870. M. Schiff, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen 1, 200, Lahr 1858/1859. A. Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe. Turin 1864. Fr. Goltz, Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches 3, 44, Berlin 1869. A. Freusberg, Pflügers Arch. 10, 174, 1875. E. Cyon, Bull. Acad. St. Pétersbourg 16, 97, 1871. W. Wundt, Unters. z. Mechanik d. Nerven u. Nervenzentren 2, 99, Stuttgart 1871. H. Munk, Verh. Physiol. Ges. Berlin 1881/1882, Nr. 1. W. Schlösser, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 303. Brown-Séquard, Recherches expérimentales et cliniques sur l'inhibition et la dynamogénie. Paris 1882. S. J. Meltzer, Inhibition. Reprint. from the New York Medical Journal 1899. Eine neuere, sehr eingehende Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten bei H. E. Hering, Ergebn. d. Physiol. (2) 1, 503 ff., 1902, wo zugleich das Problem auf alle intrazentralen Hemmungsvorgänge ausgedehnt wird.

Setschenow nahm für den Frosch die Existenz spezifischer Reflexhemmungsmechanismen im Gehirn an; Nothnagel glaubte solche auch in das Rückenmark verlegen zu müssen. Der reflexsteigernde Erfolg der Gehirnentfernung schien durch den Tonus der cerebralen Hemmungsmechanismen erklärt, die hemmende Wirkung von Empfindungsreizen stellte sich als reflektorischer Einfluß auf die von jenen Zentren ausgehenden intrazentralen Hemmungsbahnen dar.

Schiff und sein Schüler Herzen gestanden nur dem Großhirn einen spezifischen Einfluß auf die spinalen Reflexe zu. Im übrigen waren sie der Ansicht, daß jede starke Reizung irgend eines beliebigen zentralen oder peripherischen Abschnittes des Nervensystems die Reflextätigkeit der übrigen Teile deprimiere, weil der durch die übermäßige Reizung in Anspruch genommene Apparat auf schwächere Reize nicht mehr zu reagieren vermöge. Umgekehrt verursacht nach ihnen die Entfernung eines beliebigen, genügend großen Abschnittes des Nervensystems eine Reflexsteigerung, weil die Erregung sich nunmehr auf den zurückgelassenen Rest des Nervensystems beschränkt und daher ihre Wirkung kräftiger zum Ausdruck kommt.

Nach Goltz büßt jedes Zentrum, das einen bestimmten Reflexakt vermittelt, an Erregbarkeit für diesen ein, wenn es gleichzeitig von irgend welchen anderen Nervenbahnen aus, die an jenem Reflex nicht beteiligt sind, in Erregung versetzt wird. Diese Anschauung führt Freusberg weiter aus, indem er zugleich auch die Erscheinungen der zentripetalen Reflexförderung berücksichtigt. Seiner Meinung nach verstärken sich solche auf ein bestimmtes Zentrum wirkende Reize gegenseitig, wenn sie, jeder für sich, dessen Tätigkeit erzeugen; der eine unterdrückt dagegen die Wirkung des anderen, wenn er für sich allein andere Zentren in Erregung versetzt.

Cyon suchte die Erscheinungen der Hemmung auf Interferenz verschiedener Reize zurückzuführen; zu ähnlichen Anschauungen gelangte auch Wundt.

H. Munk und sein Schüler Schlösser verteidigten die Ansicht, daß die Reflexhemmung auf einer Innervation antagonistischer Muskeln beruhe.

Andere haben auch wohl, anknüpfend an die sogenannte „Widerstandshypothese“, die von Rosenthal zur Erklärung der respiratorischen Hemmungswirkung des *N. laryngeus superior* aufgestellt worden war [1]), die Reflexhemmung dadurch zu deuten gesucht, daß die vom Gehirn oder von afferenten Nerven hervorgebrachte Wirkung auf der Erzeugung oder Vermehrung eines Widerstandes beruhe, der dem zentralen Ablauf des Reflexvorganges sich entgegenstelle.

Jede Erklärung des Reflexhemmungsvorganges wird davon ausgehen müssen, daß die Hemmung im Reflexzentrum selbst stattfindet, daß, nach dem Ausdruck von Biedermann [2]), die Erregung am Orte ihres Entstehens ausgelöscht wird. Zwar haben einige Forscher die Ansicht verfochten, daß das peripherische Erfolgsorgan der Sitz der Hemmung sei, daß es durch den wirkenden nervösen Einfluß zeitweise paralysiert und dadurch zur Reaktion auf die zentrale Erregung unfähig gemacht werde [3]). Durch Verworn [4]) und durch H. E. Hering ist indessen gezeigt worden, daß die dieser Auffassung zugrunde liegenden Versuche fehlerhaft und nicht beweiskräftig sind.

Nach meiner Meinung könnte man die in Betracht kommenden Erfahrungen, zugleich die Bahnungserscheinungen berücksichtigend, etwa so ausdrücken, daß man sagt: **Ein Reflexzentrum, das außer dem Reflexreiz gleichzeitig oder kurz vor diesem einen anderen Impuls empfängt, wird dadurch je nach den Umständen in seiner reflektorischen Wirkung gefördert oder gehemmt.**

---

[1]) J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *Nervus vagus*, Berlin 1862, S. 238 ff. — [2]) W. Biedermann, Pflügers Arch. **80**, 437, 1900. — [3]) Vgl. H. E. Hering, a. a. O., S. 522 bis 524. — [4]) M. Verworn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd., S. 105.

Freilich liegt eine Unklarheit in dem Ausdruck „je nach den Umständen", aber darüber kommen wir bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nicht hinweg. Auch liegt natürlich in dieser Formulierung noch keine Erklärung der Hemmungs- und Bahnungserscheinungen, sondern sie gibt den Tatsachen nur einen allgemeinen Ausdruck. Die Erklärung muß ausgehen von der Solidarität des gesamten Zentralapparates, d. h. von der Voraussetzung, daß alle Teile der grauen Substanz irgendwie miteinander funktionell zusammenhängen, so daß jeder Abschnitt derselben von jeder an irgend einer Stelle zentripetal einbrechenden Erregung in Mitleidenschaft gezogen werden kann. Wir legen ihr ferner zugrunde die (noch später zu diskutierende) Hypothese, daß ein Reflexzentrum seine anatomische Grundlage in einem Komplex von Ganglienzellen hat, die, näher oder entfernter voneinander gelegen, der grauen Substanz der Vorderhörner angehören.

Dies vorausgesetzt wird man die Erklärung anknüpfen dürfen an die allgemeinen Vorstellungen, die man sich zurzeit vom Geschehen in der lebenden Substanz überhaupt macht. Einer verbreiteten Anschauungsweise folgend, können wir annehmen, daß in jeder Nervenzelle ständig nebeneinander zweierlei Stoffwechselvorgänge ablaufen: ein zerlegender und ein aufbauender, Dissimilation und Assimilation. Der funktionelle Ausdruck der ersteren ist die Tätigkeit, der der letzteren die Ruhe. Einflüsse, die Dissimilation hervorrufen oder steigern, wirken deshalb erregend, solche, die Assimilation erzeugen, hemmend.

Trifft nun ein zur Auslösung eines Reflexes geeigneter Reiz eine sensible Faser, so kann man sich vorstellen, daß diese in den motorischen Zellen zunächst eines beschränkten Rückenmarkgebietes einen Dissimilationsvorgang anregt, der seinen Ausdruck in der Innervation eine Anzahl von Muskelfasern oder Muskeln findet: es entsteht eine Reflexbewegung. Trifft etwas früher ein anderer Reiz eine andere Faser, so ist ein Doppeltes möglich. Entweder wirkt sie ebenfalls dissimilatorisch; dann kann er, wenn er auch für sich nicht zur Herbeiführung eines Reflexes ausreicht, doch die Zellen des Reflexzentrums in einen Zustand versetzen, der sie dem primären Reflexreiz zugänglicher macht, er wird sie erregbarer machen, sie gewissermaßen laden. Erfolgt dann der auslösende Reiz, so trifft dieser die Zellen in einem labileren Zustande: der Reflex ist erleichtert und verstärkt. In diesem Falle wirkt der accessorische Reiz reflexfördernd oder bahnend.

In anderen Fällen regt er indessen die Assimilationsvorgänge an. Kommt hier der Reflexreiz später, so vermag die durch ihn herbeigeführte Dissimilation die vorher gesetzte Assimilation nicht zu überwinden: der Erfolg bleibt aus. Oder sie überwindet diese zwar, aber wird doch durch sie in ihrer Wirkung derartig beschränkt, daß die Entladung schwächer ausfällt. Ist der Reflexvorgang bereits im Gange, wenn der Assimilationsreiz einbricht (tonische oder periodische Reflexe), so wird er ebenfalls beseitigt oder geschwächt. In diesen Fällen hat der accessorische Reiz hemmend gewirkt.

Dieselbe Beobachtungsweise hat auch Gültigkeit für die Summation. Sie beruht auf einer Reflexbahnung, setzt aber voraus, daß die aufeinanderfolgenden Reize an einer und derselben afferenten Faser angreifen. Daß dabei zuweilen erst nach zahlreichen und in nicht zu großen Zeitabständen wieder-

holten Reizen die Entladung eintritt, bereitet dem Verständnis keine besonderen Schwierigkeiten.

Manche afferente Reize vermögen, während sie den untersuchten Reflex hemmen, zugleich selbst einen anderen Reflex zu erzeugen, indem sie in ihrem speziellen Wirkungsbereich einen Dissimilationsvorgang auslösen und zugleich in einem Nachbargebiete assimilatorisch wirken. Dieser Fall tritt bei der oben besprochenen antagonistischen Innervation ein, wo ein Empfindungsreiz den Tonus einer Muskelgruppe aufhebt, während er zugleich deren Antagonisten zur Kontraktion bringt. Vielleicht handelt es sich hier um eine Art von Kontrastwirkung im Sinne der von E. Hering vertretenen Anschauungen über die analogen Vorgänge in der Netzhaut.

Anstatt durch afferente Bahnen können Assimilations- und Dissimilationsreize den Elementen eines Reflexzentrums auch durch intrazentrale, vom Gehirn ausgehende Bahnen zufließen. Assimilationsreize dieser Art können fortwährend dämpfend auf die Dissimilation einwirken; dann macht sich ein tonischer Zustand cerebraler Reflexschwächung geltend. Werden diese Impulse verstärkt, so werden selbst starke Reflexreize nicht imstande sein, einen Bewegungseffekt zu erzeugen: die Reflexhemmung ist absolut. Entfernung des Herdes, von dem eine solche cerebrale Hemmung ausgeht, läßt die Reflextätigkeit zur freiesten Entfaltung kommen. Da andererseits cerebrale Impulse auch reflexfördernd wirken können, wird anzunehmen sein, daß jene intrazentralen Bahnen, die vielleicht mit den corticofugalen Bewegungsbahnen identisch sind, auch dissimilatorische Anregungen zu vermitteln vermögen.

10. Die anatomische Grundlage der Reflexerscheinungen.

Wenn man sich die Frage vorlegt, welche anatomische Anordnung innerhalb des Rückenmarkes am meisten geeignet wäre, die Erscheinungen der Reflextätigkeit im allgemeinen, die der Lokalisation und der Ausbreitung der Reflexe im besonderen verständlich erscheinen zu lassen, so gelangt man zu dem Schlusse, daß in erster Linie die Anordnung natürlich geeignet sein müßte, den im peripheren Verlauf der Nerven nicht stattfindenden Übergang der auf afferenten Bahnen eintretenden Erregungen auf efferente Bahnen zu ermöglichen, und daß sie zweitens so beschaffen sein müßte, daß sie die Ausbreitung der Erregung nach den verschiedensten Richtungen nicht beengt. Für den Physiologen wird diejenige Vorstellung vom feineren Aufbau des Zentralapparates die befriedigendste sein, die in bezug auf präformierte Reflexbahnen das wenigste voraussetzt und den funktionellen Beziehungen den denkbar weitesten Spielraum gibt.

Je nach dem Stande der feineren Anatomie der Zentralorgane ist das Bild, das man sich von der zentralen Reflexübertragung gemacht hat, ein anderes gewesen. Ich stelle hier drei Reflexschemata zusammen (Fig. 45), die drei verschiedene Stufen der Erkenntnis des Rückenmarkaufbaues widerspiegeln [1].

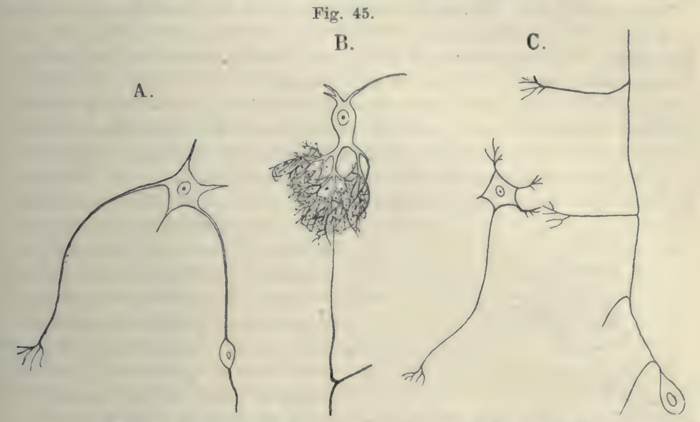
---

[1]) Ich übergehe hier die Anschauungen von Marshall Hall, Grainger u. a., nach denen ein eigenes excitomotorisches Nervensystem bestehen sollte, dargestellt durch zentripetale Fasern, die mit den hinteren Wurzeln ins Rückenmark eintreten und hier direkt in zentrifugale (reflektomotorische) Fasern übergehen; ebenso die von Volkmann und Ludwig vertretene Auffassung, der zufolge das

Das erste davon (A) ist im wesentlichen R. Wagner entlehnt, der, nachdem er nachgewiesen hatte (1846), daß die Ganglienzellen der Cerebrospinalganglien (bei Fischen, besonders bei Torpedo) mit zwei Fortsätzen ausgestattet sind, deren einer nach dem Zentralorgan, deren anderer nach der Peripherie hinzieht, diesen Befund verallgemeinern zu dürfen glaubte und daraufhin die Reflexe zu deuten unternahm [1]). In seinem Schema mündet die aus einer Zelle des Spinalganglions hervortretende sensible Faser in eine Ganglienzelle des Rückenmarkes ein, aus der andererseits wieder eine motorische Faser entspringt. Damit ist der Übergang der zentripetalen Erregung auf die zentrifugale Bahn gegeben.

Das zweite Schema (B) entspricht den Vorstellungen von Gerlach und ist im wesentlichen nach einer von ihm gegebenen Abbildung gezeichnet [2]). Bekanntlich war dieser Forscher zu dem Ergebnis gelangt, daß die graue

Fig. 45.



Anatomische Deutung der Reflexe. A. Schema von R. Wagner. B. Im Anschluß an Gerlach. C. Schema der Neuronenlehre.

Substanz des Rückenmarkes hauptsächlich aus einem feinen Netzwerk besteht, dem sog. Gerlachschen Fasernetz, an dessen Bildung einerseits die eintretenden und in feinste Fäserchen sich auflösenden hinteren Wurzelfasern, andererseits die Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der motorischen Ganglienzellen sich beteiligen sollten. In der Physiologie haben die auf dieser Struktur sich gründenden Vorstellungen von der Vermittelung und Ausbreitung der Reflexe lange Zeit die größte Anerkennung genossen. Durch die Neuronenlehre wurden sie verdrängt.

Gesetz der isolierten Leitung im Zentralorgan keine Geltung haben und die Erregung daher durch „Querleitung" von sensiblen auf motorische Fasern leicht übertragen werden sollte. Vgl. A. W. Volkmann, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 2, 545 u. 528, 1844. C. Ludwig, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 1, 143, Heidelberg 1852.

[1]) R. Wagner, Handwörterbuch d. Physiol. 3 (1), 360 ff., Braunschweig 1846. — [2]) J. Gerlach, Strickers Handb. d. Lehre von den Geweben 2, 679, 1872, Fig. 223. (Diese Figur ist nicht schematisch, sondern gibt den mikroskopischen Befund an einem Karminpräparat vom Ochsenrückenmark wieder.)

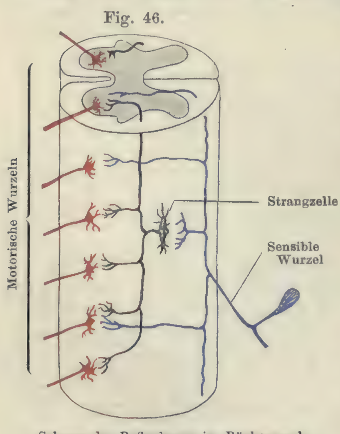
Diese deutet den Reflex nach dem in Fig. 45, C gegebenen Schema, dem zufolge die in die sensible Faser eingetretene Erregung durch deren Kollateralen mit ihren Endverzweigungen einer Anzahl motorischer Nervenzellen mitgeteilt wird.

Lassen wir die Wagnersche Ansicht, die seit den Untersuchungen von Deiters der anatomischen Berechtigung entbehrt, beiseite, so ist die an die Befunde Gerlachs anknüpfende Anschauung [1]) auch heute noch sehr beachtenswert.

Nach ihr ist jede eintretende sensible Faser durch das Netzwerk der grauen Substanz zu allen motorischen Zellen in Beziehung gesetzt. Die Erregung kann daher von jedem sensiblen Element auf alle Motoren übertragen werden. Daß dies im allgemeinen nicht der Fall ist, schrieb man einem durch das Fasernetz gegebenen Widerstande zu, der schwächere afferente Reize nur bis in die nächstgelegenen motorischen Nervenzellen gelangen ließ (lokale Reflexe), stärkeren aber auch sich weiter zu verbreiten gestattete. Häufiger Gebrauch sollte den Widerstand in bestimmten Richtungen verringern („Einschleifen der Bahnen"). Durch Gifte (Strychnin) sollte er ganz beseitigt und damit eine Ausbreitung der Erregung auf alle Motoren bewirkt werden. Auch die Erscheinungen der Reflexhemmung und -bahnung, die Existenz einer größeren Reflexlatenzzeit schienen begreiflich.

Ich muß bekennen, daß mir das Gerlachsche Schema und seine Ausdeutung auch heute noch ungemein zusagt, trägt es doch am meisten den oben ausgesprochenen Forderungen Rechnung, beengt es doch am allerwenigsten die ungeheuer mannigfaltigen und variablen funktionellen Beziehungen, die zwischen sensiblen und motorischen Elementen bestehen müssen und die man nur mit großem Zwang auf gegebene anatomische Verbindungen zurückführen könnte.

Fig. 46.



Schema der Reflexbogen im Rückenmark (nach Henle-Merkel).

Ich glaube, daß in dieser Hinsicht die ältere Vorstellung auch den gegenwärtig beliebten Schemata der Neuronentheorie, die besonders in den klaren, ihnen von Kölliker, Waldeyer, Lenhossék gegebenen Formen so leicht Eingang bei den Physiologen gefunden haben, überlegen ist.

Fig. 46 gibt (nach Henle-Merkel) ein Bild von dieser zurzeit herrschenden Auffassung.

Die in das Rückenmark eingetretene sensible Faser teilt sich danach in einen aufsteigenden (längeren) und einen absteigenden (kürzeren) Ast. Beide entsenden rechtwinkelig abgehende Reflexkollateralen, die bald in End-

---

[1]) Vgl. die älteren Lehrbücher der Physiologie, z. B. L. Hermann, 8. Aufl., Berlin 1886, S. 395; L. Landois, 7. Aufl., Wien und Leipzig 1891, S. 776.

verzweigungen sich aufsplitternd mit diesen an die den motorischen Fasern zum Ursprung dienenden Vorderhornzellen herantreten. Teils tun sie dies direkt, teils durch Vermittelung von Schaltzellen (auch als Strangzellen oder Assoziationszellen bezeichnet), die, indem sie ihrerseits je einen mit Kollateralen versehenen Neuriten ausgeben, die Wirkungssphäre der sensiblen Faser beträchtlich vergrößern. (Solche Schaltzellen bildete übrigens auch schon R. Wagner ab und erläuterte damit das Zustandekommen der reflektorischen „Mitbewegung", d. h. der gleichzeitigen Beteiligung verschiedener Muskelgebiete beim Reflex.)

So bestechend diese schematische Darstellung auch sein mag, so erhellt doch bei näherer Betrachtung, daß sie nur die allereinfachsten Beziehungen klar macht. Sie würde z. B. imstande sein, lokal beschränkte Reflexe, wie das Kniephänomen, zu erklären. Durch die Einfügung der Schaltzellen würde auch die Beteiligung entfernterer motorischer Apparate verständlich. Wenn man aber bedenkt, daß eine und dieselbe reflektorische Antwort von den verschiedensten sensiblen Territorien der Haut angeregt werden kann, daß demnach Tausende von Reflexkollateralen zu einen und denselben Vorderhornzellen müßten in Beziehung treten können, so wird klar, daß dieser Anforderung ein so beengendes Schema, wie das vorliegende, nicht genügen kann. Ebenso setzt auch der beispielsweise bei der Strychninvergiftung zutreffende Fall, daß alle Bewegungsnerven des Körpers von einer einzigen Hautstelle aus in Tätigkeit gesetzt werden können, Verbindungsmöglichkeiten voraus, denen ein so einfaches Schema nicht gerecht wird.

In dieser Beziehung scheint auf den ersten Blick die neuerdings der Neuronenlehre gegenübergestellte Fibrillentheorie von Bethe, Nissl u. a. zu befriedigenderen Vorstellungen zu führen. Indessen sind die anatomischen Voraussetzungen dieser Lehre keineswegs so sicher, daß sie bereits für unsere Vorstellungen von der strukturellen Grundlage der Reflexe maßgebend sein könnten. Doch scheint mir beachtenswert, daß in den Anschauungen Bethes wieder eine merkliche Hinneigung zu den älteren Theorien sich geltend macht. An die Stelle des Gerlachschen Fasernetzes ist hier das Golginetz getreten, in das sowohl Elemente der an die Nervenzellen herantretenden Fremdfasern, als auch intracelluläre Fibrillen eintreten sollen, die sich andererseits wieder in dem die Zelle verlassenden Achsenzylinderfortsatz sammeln [1]).

Wie alles zentrale Geschehen soll sich nach Bethe auch die Reflexübertragung im Fibrillengitter der grauen Substanz abspielen. Den Ganglienzellen ist dabei keine aktive Rolle zugewiesen; nur dadurch, daß sie den Neurofibrillen Durchgang gewähren, sind sie von Bedeutung. Der zentrale Anteil des Reflexvorganges soll lediglich ein Leitungsprozeß sein, der nur leitende Elemente, also Fibrillen in Anspruch nimmt.

Schon oben mußte gegenüber dieser Auffassung darauf hingewiesen werden, daß es nicht angeht, den Übergang der Erregung von zentripetalen auf zentrifugale Fasern als einfache Nervenleitung aufzufassen, daß vielmehr hierbei Auslösungsprozesse sich geltend machen, die auf eine Beteiligung zelliger, mit Kraftvorräten ausgestatteter Elemente hinweisen. Auch entsteht

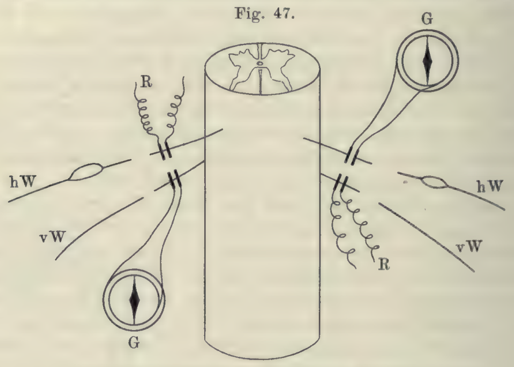
---

[1]) A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. Vgl. besonders Fig. 43 (S. 100), welche die Reizleitung im Zentralnervensystem der Wirbeltiere schematisch darstellt.

für diejenigen, welche im Reflexvorgang nur eine einfache Fibrillenleitung sehen wollen, eine große Schwierigkeit daraus, daß den Nervenfasern, also auch den Neurofibrillen, nach allseitigem Zugeständnis ein doppelsinniges Leitungsvermögen zukommt, während für die Reflexbahn sich zeigen läßt, daß die Erregung zwar in der Richtung vom afferenten zum efferenten Nerven, nicht aber in der entgegengesetzten verlaufen kann.

Diese Nichtumkehrbarkeit (Irreziprozität) des Reflexvorganges folgt bereits aus Versuchen von Joh. Müller [1]). Durchschnitt er bei einem Frosch die zu dem einen Hinterbein gehörigen hinteren Rückenmarkswurzeln und den *N. ischiadicus* derselben Seite und reizte er, nachdem durch Opiumvergiftung die Reflexerregbarkeit des Tieres erheblich gesteigert worden war, den zentralen Stumpf des durch seine Vorderwurzeln noch mit dem Rückenmark zusammenhängenden Hüftnerven, so traten keine Reflexzuckungen auf, obwohl schon die leiseste Berührung anderer Körperstellen solche erzeugte. Ähnliches haben auch Volkmann [2]), Hermann u. a. beobachtet. Hermann [3]) und Bernstein [4]) haben außerdem gezeigt, daß es niemals gelingt, auch nicht am hochempfindlichen strychninisierten Frosche, durch

Fig. 47.



Versuch über rechtläufige und rückläufige Reflexleitung.

Reizung der zentralen Enden motorischer Fasern in den nahe davon entspringenden sensiblen eine (reflektorische) negative Stromschwankung hervorzurufen, während doch die Reizung einer sensiblen Rückenmarkswurzel in den benachbarten motorischen eine sehr merkliche reflektorische Schwankung erzeugt [5]).

Beistehende Fig. 47 gibt eine schematische Darstellung der auf diese Weise angestellten Versuche. Links ist die wirksame, rechts die unwirksame Anordnung gezeichnet. *vW* sind vordere, *hW* hintere Wurzeln, *G* bezeichnet ein Galvanometer, *R* die Reizvorrichtung.

Diese Irreziprozität wäre bei nur fibrillärer Fortpflanzung des Reizes unverständlich, da kein Grund vorliegt, den zentralen Fibrillen, die doch nur die direkten Fortsetzungen der peripheren sein sollen, im Gegensatze zu diesen ein nur einsinniges Leitungsvermögen zuzuschreiben. Wäre dagegen ein Zellkörper in die Reflexbahn eingeschaltet, so wäre ein solches Verhalten ganz wohl denkbar. Man könnte an ventilartige Einrichtungen denken (Bernstein), die dem Erregungs-

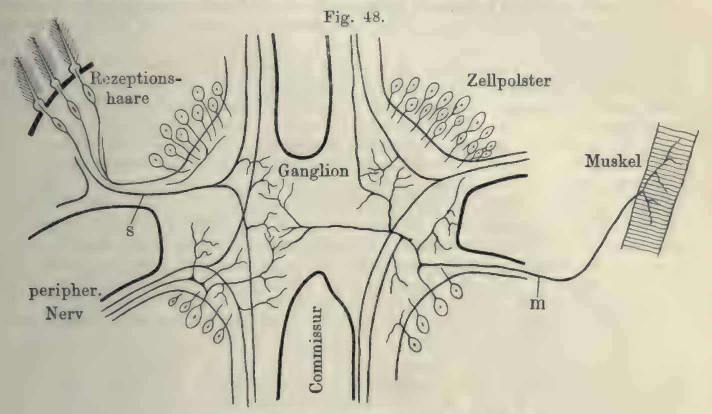
---

[1]) Joh. Müller, Handb. d. Physiol. d. Menschen. 4. Aufl. 1844, S. 625. — [2]) A. W. Volkmann, Müllers Archiv usw. 1838, S. 23. — [3]) L. Hermann, Lehrb. d. Physiol., 11. Aufl., Berlin 1896, S. 421; Pflügers Arch. **80**, 41, 1900. — [4]) J. Bernstein, Pflügers Arch. **73**, 374, 1898. — [5]) Siehe auch F. Gotch und V. Horsley, Philos. Transact. Roy. Soc. 1891 B, p. 267.

vorgang den Durchtritt durch die Nervenzelle nur in einer Richtung erlauben. Man könnte ferner mit Engelmann die Einsinnigkeit der Leitung durch die verschiedene Anspruchsfähigkeit und den verschiedenen Erregungsverlauf in den hintereinander geschalteten Gebilden erklären [1]). Man könnte sich aber auch vorstellen, daß es sich bei der Übertragung des Reizes durch die Nervenzelle gar nicht um eine gewöhnliche nervöse Leitung handelt, sondern daß der anlangende Reiz in ihr einen Erregungsvorgang spezifischer Art auslöst, den die Zelle zwar dem aus ihr entspringenden Neuriten mitteilen kann, dessen Wurzeln mit ihrem Protoplasma in engster Berührung stehen, den sie aber nicht auf die mit ihr in ganz anderer anatomischer Verbindung, vielleicht sogar nur in Kontakt stehenden Endbäumchen der sensiblen Kollateralen zu übertragen vermag.

Gegenüber den aus der Anerkennung der Ganglienzellenhypothese sich ergebenden Vorstellungen vom Zustandekommen der Reflexe, hat Bethe die Bedeutungslosigkeit der Nervenzellen für den Reflexvorgang durch ein interessantes Experiment direkt zu beweisen versucht [2]).

Fig. 48.



Zu Bethes Reflexversuch am Taschenkrebs (nach Bethe).

Sein am Taschenkrebs ausgeführter Versuch beweist allerdings, daß bei gewissen wirbellosen Tieren Reflexe oder reflexähnliche Vorgänge ohne jede Beteiligung von Ganglienzellen möglich sind. So wertvoll und wichtig aber dieser Nachweis auch ist, so muß doch vor seiner Überschätzung gewarnt und eine Übertragung auf die Verhältnisse höherer Tiere als unzulässig bezeichnet werden.

Die Ganglien des zu diesem Experiment gewählten Krusters (Taschenkrebs, *Carcinus maenas*) sind so gebaut, daß die afferenten (rezeptorischen, sensiblen) Nervenfasern, deren Ganglienzellen dicht unter der Haut, in der nächsten Nähe

---

[1]) Th. W. Engelmann, Pflügers Arch. **61**, 281, 1895 und **62**, 400, 1896. — [2]) A. Bethe, Arch. f. mikroskop. Anatomie **50**, 460, 589, 1897; **51**, 382, 1898; Biolog. Zentralbl. **18**, 843, 1898; Allgemeine Anatomie u. Physiologie d. Nervensystems. Leipzig 1903, S. 328. Ein von Loeb (Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie usw., Leipzig 1899, S. 22 ff.) an Ciona angestellter Versuch kann als Beweis gegen die Beteiligung von Ganglienzellen an den Reflexen nicht gelten. Erstens widersprechen dem die zu ganz anderen Resultaten gelangenden Versuche von R. Magnus (Mitteil. Zoolog. Stat. Neapel **15**, 4. Heft, 1902), und zweitens ist der seines Ganglions beraubte Körper jener Ascidie sicher noch im Besitze zahlreicher anderer Nervenzellen.

der „Rezeptionshaare“ liegen (Fig. 18), in das Ganglion eintreten, sich hier verästeln und an der Bildung des zentralen Faserfilzes (Neuropil) beteiligen. Die motorischen Nervenzellen sind in der Form von Polstern in der Peripherie des Ganglions angeordnet. Ihr Neurit teilt sich (ähnlich wie bei den Ganglienzellen der Spinalganglien vieler Wirbeltiere) T-förmig; der eine Ast geht zur Peripherie und tritt in Verbindung mit Muskelfasern, der andere begibt sich in das Innere des Ganglions und nimmt, indem er sich aufteilt, ebenfalls Anteil an der Bildung des Neuropils.

In den Antennennerven verlaufen afferente (rezeptorische) und efferente (motorische) Fasern gemeinsam. Das zentrale Gebiet der zweiten Antenne nimmt den untersten Teil des Gehirnganglions ein. Umschnitt nun Bethe diesen Teil des Ganglions so, daß die zentralen Verzweigungen der motorischen und der rezeptorischen Fasern einerseits vom übrigen Zentralnervensystem, andererseits von den motorischen Zellpolstern völlig isoliert wurden, so ging zwar zunächst der Tonus und die Reflexerregbarkeit des Fühlers verloren, stellte sich aber am Tage nach der Operation wieder her; nach Ablauf dieser Frist wurde die Antenne beim Berühren flektiert und dann wieder vorgestreckt. Schwache, an sich unwirksame Reize wurden durch Wiederholung wirksam. Die Reflexerregbarkeit war anfangs erhöht, später nahm sie ab; am vierten Tage war sie erloschen.

Bethe folgert aus diesem Experiment, daß beim Taschenkrebs zu den wesentlichsten Erscheinungen des Reflexes Ganglienzellen nicht erforderlich sind, daß sogar eine Summation der Reize und die Aufrechterhaltung des Tonus ohne sie möglich ist.

Den Einwand, daß die beteiligten dendritischen Fortsätze der motorischen Zellen noch als Teile ihres Protoplasmas anzusehen seien, die Ganglienzellen also nicht vollständig gefehlt hätten, hält er mit Recht für gegenstandslos, da man bei den zentralen Leistungen der Ganglienzellen immer nur an den kernführenden Teil des Neurons gedacht hat. Es muß also zugegeben werden, daß jene Folgerung berechtigt ist und daß sogar höchstwahrscheinlich auch unter normalen Verhältnissen ein die Fühlhaare treffender Reiz mit Umgehung der motorischen Nervenzellen die efferenten Bahnen erreicht; denn die an der Teilungsstelle eines motorischen Zellfortsatzes anlangende Erregung wird vermutlich den nächsten ihr gebotenen Weg einschlagen und direkt in den Muskelast der Faser übergehen, anstatt den Umweg durch die Zelle zu machen [1]).

Ganz anders als bei diesem Krebs liegen aber die Verhältnisse bei den Wirbeltieren. Hier ist eine Umgehung der motorischen Nervenzelle gar nicht denkbar. Sie ist in den Weg der reflektorischen Erregung eingeschaltet, und zweifelhaft könnte nur sein, welchen Anteil das interfibrilläre Protoplasma der Zelle an dem Vorgange nimmt. Wir glauben uns für eine wesentliche, den Charakter des Reflexes bestimmende Beteiligung aussprechen zu müssen und meinen, daß diese Auffassung durch den Betheschen Versuch nicht erschüttert wird. Manche Reflexe der Wirbellosen stehen vielleicht auf einer tieferen Stufe, die sie von den einfachen Leitungsvorgängen nur wenig entfernt.

Im ganzen kann man sagen, daß weit mehr Argumente sich zugunsten einer wesentlichen Mitbeteiligung von Nervenzellen am Reflexvorgang anführen lassen, als gegen eine solche. Auf die Bedeutung der Summation der Reflexreize und des Bestehens einer merklichen Reflexzeit für diese Frage ist schon oben (S. 243 u. 267) hingewiesen worden. Ebenso ist bereits ausgeführt worden, daß auch die Deutungen der Reflexhemmungs- und

[1]) Die anatomischen Verhältnisse liegen hier ähnlich wie bei den Zellen der Spinalganglien, bei denen durch mich (mit Diederichs), später durch Steinach gezeigt worden ist, daß die von der Peripherie anlangenden Reize die Zellen nicht zu passieren brauchen. Doch hat es sich bei diesen Versuchen nicht um zentrale Vorgänge, sondern um einfache Leitungsprozesse gehandelt. O. Langendorff, Sitzungsber. Naturforsch. Gesellsch. zu Rostock 1898, Nr. 5; C. Steinach, Pflügers Arch. **78**, 291, 1899.

-bahnungsvorgänge am leichtesten an die Ganglienzellenhypothese anknüpft. An dieser wird man festhalten müssen, auch wenn die Neuronenlehre in ihrer gegenwärtigen Gestalt noch nicht völlig genügen kann.

II. Zentrale Irradiation der Erregung.

1. Mitempfindung.

In einer gewissen Verwandtschaft zu den Reflexbewegungen steht die Mitempfindung (Joh. Müller[1]). Sie beruht darauf, daß sich Empfindungen über die gereizte Stelle hinaus in ihre Nachbarschaft oder nach entfernter gelegenen Stellen hin ausbreiten können.

Der durch einen kariösen Zahn erzeugte Schmerz kann auf die Nachbarzähne[2]), ja auf die ganze Gesichtshälfte übergreifen. Der Schmerz eines krankhaft affizierten Fingers wird nicht selten auch in den anderen Fingern, in der ganzen Hand, sogar im ganzen Arm empfunden. Hierher gehört auch die Kitzelempfindung im Kehlkopf bei Reizung der tieferen Teile des äußeren Gehörganges, die rieselnde Empfindung in der Haut beim Hören gewisser hoher Töne (Schieferstift auf einer Tafel, Kratzen einer Glasplatte), Kitzel in der Nasenschleimhaut beim Sehen in helles Licht u. a. m. Manche Personen haben beim Schlucken von Eis eine schmerzhafte Empfindung auf der Scheitelhöhe, die nach Hinterhaupt und Stirn ausstrahlt[3]), andere ein flüchtiges Kältegefühl in der Bauchhaut bei Eingießung geringer Wassermengen in das Rectum.

Offenbar handelt es sich in allen diesen Fällen um eine zentrale Irradiation der Erregung innerhalb der grauen Substanz. Vermutlich kann eine solche bereits im Rückenmark bei den Gehirnnerven in den primären Zentren stattfinden. Bei entfernteren Mitempfindungen (Quincke) springt die Erregung vielleicht erst in zentraleren Abschnitten des Empfindungsapparates über, wofern nicht, wie in dem Falle von Kehlkopfkitzel bei Gehörgangreizung, das primäre und das sekundäre Empfindungsgebiet von einem und demselben Nerven (hier dem Vagus) versorgt werden. Man hat auch an Isolationsstörungen innerhalb der erregten Nervenstämme oder der Spinalganglien gedacht; doch sind solche viel unwahrscheinlicher und würden für einzelne der beobachteten Erscheinungen gar nicht in Betracht kommen können.

Den weiteren Vorgang hat man sich so zu denken, daß neben der primären Erregung auch die ausgestrahlte von den empfindenden Zentralteilen nach dem Gesetz der Exzentrizität an die entsprechenden Partien der Körperperipherie verlegt wird. Irreführend ist daher die von einigen gewählte Bezeichnung Reflexempfindung; denn abgesehen davon, daß dieser Name in früherer Zeit für eine andere, übrigens durchaus unwahrscheinliche Beziehung gebraucht worden ist[4]), würde sie in den vorliegenden Fällen nur dann berechtigt sein, wenn die in das Rückenmark eingetretene Erregung einer sensiblen Faser durch

[1]) Joh. Müller, Handbuch d. Physiol. d. Menschen **1**, 603, 4. Aufl., 1844. — [2]) Nach S. Exner (Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen 1894 (1), S. 68) ziehen Schmerzen in einem Zahn des Oberkiefers auch den entsprechenden Gegenzahn des Unterkiefers in Mitleidenschaft — eine Beobachtung, die ich bestätigen kann. — [3]) H. Quincke, Zeitschr. f. klin. Med. **17**, 429, 1890. — [4]) G. Valentin, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen **2** (2), Braunschweig 1848, S. 492.

Vermittelung der grauen Substanz zentrifugal in eine in der Nachbarschaft oder höher oben entspringende überginge[1]). Daß eine solche Überleitung stattfinden kann, müßte erst durch Versuche bewiesen werden; die vorliegenden dürften für einen solchen Beweis nicht ausreichen.

Allerdings haben Gotch und Horsley[2]) angegeben, daß bei Reizung des zentralen Stumpfes des durchschnittenen *N. ischiadicus* eine negative Schwankung des Nervenstromes in einer hinteren Rückenmarkswurzel eintreten kann und daß eine ebensolche Wirkung auch dann an einer Hinterwurzel sich beobachten läßt, wenn man nach vorheriger Durchtrennung aller zugehörigen Vorderwurzeln den proximalen Ischiadicusstumpf tetanisiert. Allein Hermann[3]) ist bei Versuchen ähnlicher Art zu ganz negativen Ergebnissen gelangt. Nach Steinach sind Reflexe von hinteren Wurzeln auf hintere Wurzeln möglich, doch nur unter Beteiligung in ihnen verlaufender efferenter Fasern[4]).

Die Annahme, daß die zur Mitempfindung führende Irradiation der Erregung bereits im Rückenmark und nicht erst in der Großhirnrinde stattfinde, wird durch gewisse klinische Beobachtungen sehr wahrscheinlich gemacht.

Schon lange ist bekannt[5]), daß bei Erkrankungen innerer Organe schmerzhafte Empfindungen in bestimmten anderen Körperteilen auftreten, so bei Herzleiden *(Angina pectoris)* Schmerzen im linken, seltener im rechten Arm, bei Leberabsceß Schulterschmerz u. a. m. Bemerkenswert ist, daß dabei der Schmerz an der erkrankten Stelle sehr gering sein oder ganz fehlen kann, so daß sich die sekundäre Empfindung allein oder fast allein geltend macht. Quincke hat die Erscheinung als paradoxe Empfindung bezeichnet. Es handelt sich offenbar in den meisten Fällen um eine Irradiation von sensiblen Elementen des sympathischen Gebietes auf cerebrospinale Empfindungsnerven, wobei wegen der nur stumpfen Empfindlichkeit der inneren Organe der primäre Schmerz fehlen kann. Head[6]) hat nun unter Berücksichtigung eines großen Krankenmaterials zu zeigen gesucht, daß bei dieser paradoxen Lokalisierung des Schmerzes („referred pain") eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit besteht. Die für die einzelnen Erkrankungen von ihm näher begrenzten schmerzhaften (oder auch nur hyperästhetischen) Zonen der Haut entsprechen nämlich bestimmten Rückenmarkssegmenten; diese Segmente sind jedesmal diejenigen, aus welchen die dem erkrankten Eingeweide angehörenden Empfindungsnerven hervorgehen[7]). Hier liegt das Bestehen einer spinalen Irradiation auf der Hand; denn es ist in hohem Maße unwahrscheinlich, daß die segmental benachbarten sensiblen Fasern, die so verschiedene Organe versorgen, auch cortical benachbart sein oder doch in der Rinde in näherer Beziehung zueinander stehen sollten. Die corticale Irradiation ist hier aber auch darum abzulehnen, weil in den meisten Fällen die Erregung der visceralen Fasern vielleicht gar nicht bis zur Hirnrinde vordringt.

Um eine Empfindungsirradiation handelt es sich auch in denjenigen pathologischen Fällen, in denen die Reizung einer Hautstelle nicht empfunden wird,

---

[1]) Natürlich müßte auch von dieser, selbst wenn sie die Erregung bis zu ihrer peripherischen Ausbreitung fortpflanzen würde, jene von dort erst zum Zentrum aufsteigen und in diesem wieder in die Peripherie projiziert werden. — [2]) F. Gotch and V. Horsley, Philos. Transact. 1891 B, p. 489. — [3]) L. Hermann, Pflügers Arch. **80**, 41, 1900. Siehe dagegen: C. S. M. Sowton, Proc. Roy. Soc. **64**, 353, 1899. — [4]) E. Steinach, Pflügers Arch. **71**, 547, 1898. — [5]) H. Quincke, a. a. O. — [6]) H. Head, Die Sensibilitätsstörungen der Haut bei Visceralerkrankungen. A. d. Engl. von W. Seiffer, Berlin 1899. Vgl. ferner J. Roß, Brain **10**, 333, 1887; J. Kyri, 66. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte Wien 1894. — [7]) Der Sympathicus besitzt bekanntlich keine eigenen Empfindungsnerven, sondern vermittelt die Empfindlichkeit der von ihm versorgten Eingeweide durch Nervenfasern, die dem Rückenmark entstammen und ihm durch *Rami communicantes* zufließen (A. Koelliker, Handb. d. Gewebelehre d. Menschen, 6. Aufl., **2**, 856, 1896).

wohl aber eine Empfindung in der symmetrischen Partie der anderen Körperhälfte hervorruft (Allochirie[1]). Von Mitempfindungen kann man hier nicht wohl sprechen, da die gereizte Hautstelle selbst gar nichts empfindet. Mott hat diese Erscheinung auch bei Affen beobachtet, denen er eine Rückenmarkshälfte durchschnitten hatte.

Die durch Irradiation entstandene (sekundäre) Empfindung kann auch zu Reflexbewegungen führen. Man kann hier von sekundären Reflexen sprechen. Das Niesen beim Sehen in helles Licht, die Hustenbewegung bei Berührung des Gehörganges sind dafür Beispiele. Bemerkenswert ist, daß solche sekundäre Reflexbewegungen auch dann eintreten können, wenn der sie veranlassende Empfindungsreiz gar nicht zum Bewußtsein kommt (Quincke).

2. Mitbewegung.

Als Mitbewegungen oder assoziierte Bewegungen bezeichnet man seit Joh. Müller[2]) solche Bewegungen, die zugleich mit intendierten willkürlichen gegen den Willen oder wenigstens ohne dessen Zutun ausgeführt werden. Beim neugeborenen Kinde ist eine Lokalisierung der Bewegungsantriebe noch wenig ausgebildet; eine Menge von Muskeln werden in Tätigkeit gesetzt, wo wenige zur Erfüllung des Bewegungszweckes genügen würden. Erst allmählich lernt das Kind Arme und Beine gesondert brauchen und die intendierten Bewegungen ohne unnötige und zweckwidrige Mitbewegungen ausführen.

Aber auch dem Erwachsenen haften noch mancherlei Unvollkommenheiten in dieser Beziehung an. Besonders gilt das dort, wo entweder selten gebrauchte einzelne Muskeln gesondert kontrahiert oder wo bestimmte Bewegungsfertigkeiten erlernt werden sollen.

Wer sich bemüht, die Nasenflügel zu heben oder zu senken, wird in der Regel außer den dazu nötigen Muskeln auch noch andere in Tätigkeit treten lassen: die Stirn runzeln, das Auge schließen u. a. m. Dasselbe geschieht beim Versuch, die Ohrmuskeln zu kontrahieren.

Der beginnende Klavier- oder Geigenspieler nimmt mit Muskeln des Oberarmes, des Rumpfes an den Bewegungen teil, die allein von denen des Unterarmes ausgeführt werden sollen, der ungeschulte Sänger runzelt die Stirn und führt andere überflüssige Mitbewegungen aus; ebenso geht es beim Tanzen u. a. m. Die Schulung lehrt diesen Aufwand einschränken und die verlangten Bewegungen mit dem mindesten Maß von Mitteln ausführen.

Auch bei den gewöhnlich geübten Bewegungen tritt eine Mittätigkeit dem Zwecke fremder Muskeln und Muskelgruppen leicht zutage, wenn die Bewegungsantriebe besonders stark sind.

Hierher gehört das Runzeln der Stirn und die Verzerrung des ganzen Gesichtes beim Heben von Lasten. Versucht man durch Adduktion des Daumens einen Gegenstand fester und fester zu pressen, so geraten fast alle Muskeln der Hand, die des Unterarmes und schließlich noch die des Oberarmes in Bewegung[3]). Bei stärkerer Zusammenziehung der Kaumuskeln gerät leicht der *M. tensor tympani* in Mitbewegung; die meisten Menschen vermögen diesen Muskel nur auf diese Weise in Tätigkeit zu versetzen.

---

[1]) Wohl zuerst beschrieben von M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. des Menschen **1**, Lahr 1858/59. Daselbst ein Fall von Boyer und brieflich mitgeteilte Beobachtungen von van Deen. — [2]) Joh. Müller, Handb. d. Physiol. **1**, 587, 4. Aufl., 1844. — [3]) S. Exner, Physiol. der Großhirnrinde. Hermanns Handb. d. Physiol. **2** (2), 251.

Mit den willkürlich innervierten Muskeln können auch solche regelmäßig in assoziierte Tätigkeit kommen, die der Wille direkt gar nicht beherrscht. Hierher gehört die Kontraktion des *Sphincter iridis* beim Nachinnenwenden des Auges. Die Assoziation gewisser symmetrischer Muskeln der beiden Körperhälften erfolgt oft so zwangsmäßig, daß ihre Isolation voneinander nur mühsam erlernt werden kann: der willkürliche Lidschluß, die assoziierten Augenbewegungen.

Die Ursache aller wahren Mitbewegungen ist in den Einrichtungen des nervösen Zentralapparates begründet und wird gewöhnlich auf eine Irradiation des Bewegungsimpulses innerhalb der grauen Substanz zurückgeführt. Bestimmte Vorstellungen über den Modus dieses Geschehens fehlen jedoch. Auch bleibt in vielen Fällen zweifelhaft, ob die Ausbreitung der Erregung schon in den corticalen Apparaten oder erst im Rücken- oder Kopfmark stattfindet.

Letztere Abschnitte sind offenbar in manchen Fällen von Mitbewegung beteiligt, die bei Hemiplegikern beobachtet werden. Zuweilen treten hier gelähmte Glieder bei Bewegung nicht gelähmter Muskeln in Mitaktion (Heben des gelähmten Armes beim Gähnen, Husten oder Niesen): oder es überträgt sich beim Versuch, paretische Muskelgruppen zu innervieren, der gesteigerte Impuls auf andere Muskelgebiete, auch auf solche der gesunden Seite [1]).

An der Grenze des Pathologischen stehen die vereinzelten Angaben [2]) über zwangsmäßige Mitbewegung der Muskeln einer Extremität bei Innervation der symmetrischen Muskeln der anderen. Es sind Fälle beschrieben, in denen die linke Hand gleichzeitig die Bewegungen der rechten nachahmte. Solche Assoziationen sind erblich.

Diese Fälle erinnern an gewisse experimentelle Erfahrungen bei Reizung der motorischen Rindenfelder. Hier treten neben den kontralateralen Bewegungen oft auch solche in den entsprechenden Extremitäten der gereizten Seite ein (Hitzig). Zuerst haben François-Franck und Pitres [3]), dann Lewaschew [4]) (unter Heidenhains Leitung) nachgewiesen, daß die gleichseitigen Bewegungen nicht etwa durch direkte gleichseitige Leitung, sondern vermittelst der gekreuzten Leitungsbahn und durch Querleitung im Rückenmark zustande kommen; nach Durchschneidung z. B. der rechten Dorsalmarkhälfte bleibt nämlich bei rechtsseitiger Rindenreizung die beiderseitige Reaktion in der hinteren Extremität bestehen. Auch wird diese durch völlige Degeneration der der Reizseite entsprechenden spinalen Pyramidenbahn nicht gehindert. Offenbar muß also eine Verbindung zwischen den beiderseitigen spinalen Segmentalzentren existieren. Die Durchquerung der grauen Substanz erfordert eine nicht unerhebliche Zeit (0,015 Sek. nach François-Franck).

III. Automatie.

Unter automatischen Bewegungen [5]) versteht man solche, die, weder durch psychische Einwirkungen, noch durch zentripetale Anregungen verursacht, auf Grund innerer Reize erfolgen. Die inneren Reize können solche sein, die in dem mit Automatie begabten Organ oder Gewebe selbst entstehen (autochthone Reize), oder solche, deren Quelle fern von diesem liegt, und die ihren erregenden Einfluß durch die Vermittelung des Blutes ausüben

---

[1]) W. Erb, Krankh. d. Nervensystems (Ziemssens Handb. d. spez. Pathol. u. Therapie **12** (1. Hälfte), 364; A. Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. usw. **3**, 488, 12. Aufl., Leipzig 1899. — [2]) O. Damsch, Zeitschr. f. klin. Med. **19**, 170, Suppl., 1891; M. Levy, Neurol. Zentralbl., 20. Jahrg., S. 605, 1901. — [3]) François-Franck et A. Pitres, Travaux du Laboratoire de M. Marey **4**, 432, 1878/79; François-Franck, Leçons sur les fonctions motrices du cerveau, p. 59, Paris 1887. — [4]) Lewaschew, Pflügers Arch. **36**, 279, 1885. — [5]) Joh. Müller, Handb. d. Physiol. **2**, 66, 1840.

(heterochthone Reize[1]). Es ist aber daran festzuhalten, daß nur dann von Automatie die Rede sein kann, wenn der Entstehung der inneren Reize nicht abnorme Bedingungen zugrunde liegen. Die durch die veränderte Blutbeschaffenheit bei der Erstickung erzeugten Krämpfe wird man daher ebensowenig zu den automatischen Leistungen rechnen, wie etwa die durch Vergiftungen hervorgerufene Speichelabsonderung u. a. m. Die Ursache der automatischen Bewegungen könnte in den Muskeln selbst, in den mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven oder in deren Zentralorganen gelegen sein. Hier soll nur von solchen die Rede sein, deren Quelle im Rückenmark und Kopfmark gelegen ist.

Joh. Müller unterschied die automatischen Bewegungen in tonische und in rhythmische.

Zu den tonisch-automatischen Bewegungen rechnen viele die dauernde Zusammenziehung, in der sich die ganze oder ein Teil der Skelettmuskulatur befindet (Muskeltonus), den Tonus der Sphinkteren und den Gefäßtonus. Es wird sich zeigen, daß diese Tätigkeitszustände höchstens teilweise als automatisch angesehen werden können, vielmehr größtenteils reflektorischer Natur sind. In den einschlägigen Abschnitten der speziellen Physiologie des Rückenmarks und Kopfmarks werden sie im einzelnen behandelt.

Unter den vom Zentralorgan beherrschten rhythmisch-automatischen Bewegungen sind die wichtigsten und für die höheren Wirbeltiere allein in Betracht kommenden die Atembewegungen. Sie werden in der Lehre vom Atemzentrum besprochen. Auf die Tätigkeit der Lymphherzen (bei Amphibien und Reptilien), deren spinale Innervation zwar vielfach behauptet, aber doch nicht sichergestellt ist, soll hier nicht eingegangen werden.

IV. Spinale und bulbäre Koordination.

Die Bewegungsreaktionen der ihres Gehirns und Kopfmarkes beraubten Tiere zeigen, in wie mannigfaltiger Weise noch das isolierte Rückenmark Muskeln und Muskelgruppen zu bestimmten Wirkungen zusammenzuordnen vermag. Aus allen Wirbeltierklassen lassen sich Beispiele für eine solche koordinatorische Tätigkeit des Rückenmarks beibringen.

Wenn man den an der Schwelle des Wirbeltierreiches stehenden Amphioxus in Stücke zerschneidet, kann jedes derselben die gleichen Ortsbewegungen ausführen wie das ganze Tier. Der geköpfte Haifisch durchschwimmt ein mehrere Meter langes Bassin, sein abgeschnittener Schwanz macht die gleichen Bewegungen wie der Rumpf. Dasselbe gilt für Rochen und für Ganoiden (Stör). Beim Aal wird die Form der Ortsbewegung durch Rückenmarksdurchschneidung nicht wesentlich verändert; sein abgeschnittener Schwanz macht sogar spontane (?) Schlängelbewegungen[2]).

Daß der Rückenmarksfrosch noch der verwickeltsten Bewegungskoordinationen fähig ist, ist bekannt; die Fluchtreflexe, der Wischreflex, Stemmreflex u. a. sind dafür Beispiele. Geordnete Lokomotionen kann auch der des Kopfmarks beraubte

---

[1]) Über den Begriff der inneren Reize vgl. O. Langendorff, Ergebnisse d. Physiol., 1. Jahrg. (2), 1902, S. 322 ff. — [2]) J. Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abteil. Braunschweig 1888; A. Bickel, Pflügers Arch. 68, 110, 1897; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 481. Vgl. auch E. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks. Berlin 1853, Kap. II und III.

Frosch noch ausführen[1]). Er kann springen und schwimmen. Ähnliches sieht man bei den Reptilien.

Für das Rückenmark der Vögel besitzen wir analoge Angaben. Das isolierte Lendenmark der Taube vermag auf sensible Reize Bewegungskombinationen der hinteren Extremitäten zu vermitteln, die völlig den beim Gehen des unverletzten Tieres benutzten entsprechen. Enten, denen das Rückenmark durchschnitten wurde, machen, auf das Wasser gesetzt, Ruderbewegungen mit den Füßen und steuern dabei mit dem Schwanze[2]). Daß geköpfte Hühner und andere Vögel noch laufen und fliegen können, wird von alten wie neueren Beobachtern bezeugt[3]).

Ebenso ist das isolierte Rückenmark der Säugetiere imstande, den geordneten Ablauf verwickelter Bewegungen zu vermitteln. Der Hund, dessen Lendenmark man vom Brustmark abgetrennt hat, zeigt ausgesprochene lokomotorische Reflexe der Hinterbeine. Schon die bloße Berührung des Fußbodens mit den Sohlen wirkt als auslösender Reiz für den Beugereflex des Beines; und indem die durch die Flexion bewirkte Hautverschiebung, Sehnen- und Gelenkdehnung usw. zum Reflexreiz für die Innervation der Streckmuskeln wird, kommt es zu abwechselnden Beugungen und Streckungen der hinteren Extremität, die bald auf beiden Seiten gleichzeitig, bald alternierend ausgeführt werden und durchaus an die beim Gange des unversehrten Tieres gemachten Bewegungen erinnern. Junge Hunde können oft schon kurze Zeit nach der Operation auf den vier Beinen stehen, und da die rhythmischen Reflexbewegungen der gelähmten Hinterbeine sich den willkürlich innervierten Bewegungen der Vorderbeine mehr oder weniger vollkommen anschließen, kann sogar der Eindruck eines koordinierten Zusammenwirkens von Hinter- und Vordertier entstehen und selbst geübten Beobachtern eine Wiederherstellung des gelösten Zusammenhanges vortäuschen[4]).

Nach Abtrennung des Rückenmarkes vom Kopfmark werden durch Hautreize leicht Atemreflexe erzeugt. Beim Kaninchen treten hierbei stets, auch bei einseitiger Reizung, beide Zwerchfellhälften in synchrone Tätigkeit; bei Hunden und Katzen gesellen sich dazu auch die Rippenheber[5]). Auch beim Pferde entstehen nach derselben Operation auf Reizung der sensiblen *Rami perforantes* der Intercostalnerven koordinierte Atembewegungen, an denen mit dem gesamten Zwerchfell auch die *M. intercostales externi* sich beteiligen[6]). Durch rhythmische Reizung vermag man rhythmische Atembewegungen hervorzurufen, die den normalen durchaus ähnlich sind und das Leben des Tieres eine Zeitlang erhalten.

Da nach den Untersuchungen von Goltz und seinen Schülern[7]) der Hund mit isoliertem Lenden- und Sacralmark auch alle die koordinierten Reflexe auszuführen imstande ist, die zur Zurückhaltung des Harns in der Blase und zu ihrer Entleerung, zur Kotausscheidung, zum Begattungs- und zum Geburtsakt notwendig sind, hat man auch hierin einen Beweis für die koordinatorischen Leistungen des Rückenmarkes gesehen, und ich glaube, daß dies berechtigt ist, wenn auch eine spätere Arbeit von Goltz und Ewald[8]) gezeigt hat, daß diese Verrichtungen auch dann noch sich vollziehen können, wenn man das Tier fast seines ganzen Rückenmarkes beraubt hat. Es treten dann, wie es scheint, sekundäre Zentralapparate in Tätigkeit, die bei vorhandenem Rückenmark nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Die Tatsache, daß das isolierte Rückenmark, ja sogar ein einzelner Abschnitt desselben koordinierte, aus dem zweckmäßigen Zusammenspiel mehrerer

---

[1]) M. E. G. Schrader, Pflügers Arch. **41**, 82, 1887; A. Bickel, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 485. — [2]) J. Singer, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., III. Abteil., **89**, 167, 1884; J. Tarchanoff, Pflügers Arch. **33**, 619, 1884. — [3]) C. Legallois, Oeuvres. T. I. Paris 1824 (éd. Pariset), p. 40. — [4]) A. Freusberg, Pflügers Arch. **10**, 358, 1874; H. Eichhorst und B. Naunyn, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **2**, 225, 1874; M. Philipson, Compt. rend. Acad. des Sciences **136**, 61, 1903. — [5]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 534 und 1893, S. 408. — [6]) A. Chauveau, Soc. de biol. 1891 (9. sér.) **3**, Nr. 34. — [7]) Fr. Goltz (u. A. Freusberg), Pflügers Arch. **8**, 460, 1873; **9**, 552, 1874. Vgl. auch R. Heidenhain (und E. Kabierske), Pflügers Arch. **14**, 527 (Fußnote), 1877. — [8]) J. R. Ewald u. Fr. Goltz, ebenda **63**, 362, 1896.

Muskeln und Muskelgruppen hervorgehende Bewegungen zu vermitteln vermag, eine Erkenntnis, die bereits Legallois gewonnen hatte, ist durch die mit Flourens anhebenden Zentralisationsbestrebungen mehr als billig in den Hintergrund gedrängt worden. Man hatte nötig gefunden, eigene Koordinationszentren für die Ortsbewegungen, für die Atembewegungen u. a. m. anzunehmen und als deren Sitz das Kleinhirn, das Kopfmark, die subcorticalen Ganglien bezeichnet. Aber ohne zureichende Gründe! Die selbständigen, wenn auch immer reflektorisch angeregten Leistungen des Rückenmarkes beweisen deren Unzulänglichkeit. Wenn es möglich ist, daß ein höheres Wirbeltier auch nach Abtragung des Gehirns und des Kopfmarkes auf sensible Reize hin geht und schwimmt und atmet, so ist die Annahme übergeordneter extraspinaler Zentren, welche die dabei in Tätigkeit tretenden Muskeln zur einheitlichen Arbeit zusammenordnen sollen, mindestens nicht notwendig.

Natürlich darf dabei die Frage nach der Existenz solcher Zentralapparate nicht verquickt werden mit der nach dem Bestehen von Zentren, die vermöge der ihnen zugehenden Sinneseindrücke auf die feinere Ausarbeitung und Abstufung der Bewegungen bestimmend wirken können, und deren Sitz man ohne Zweifel in die höheren Abschnitte des Zentralorgans zu verlegen hat.

Nachdem die koordinatorischen Leistungen des Rückenmarks nicht mehr abgelehnt werden konnten, hat man den Versuch gemacht, die Zentralisationslehre durch die Annahme spinaler Koordinationszentren zu retten. Wenn man aber bedenkt, in wie unendlich vielen Kombinationen die vom Rückenmark beherrschten Muskeln tätig werden können, wird man auch diesen Ausweg nicht für einen glücklichen halten. Oder soll man im Rückenmark des Frosches ein präformiertes Wischzentrum, Sprungzentrum, Schwimmzentrum, Kriechzentrum usw. annehmen, von denen jedes eine gewisse Anzahl von Muskeln zu einer Bewegungseinheit zusammenfassen und in denen ein und derselbe Muskel in den verschiedensten Kombinationen vertreten sein müßte?

Es liegt auch nur ein einziger Versuch vor, experimentell den Nachweis eines solchen spinalen Koordinationsapparates zu erbringen. Gad[1]) hat nämlich geglaubt, aus seinen Versuchen auf die Existenz eines eigenen im obersten Teil des Dorsalmarkes gelegenen Koordinationszentrums für den Beugemechanismus der Hinterbeine beim Frosche schließen zu müssen und dessen vermeintlichen Nachweis zu weitgehenden allgemeinen Folgerungen benutzt. Ich habe bereits vor längerer Zeit auf die Unzulänglichkeit seiner Beweisführung hingewiesen[2]).

Gad folgert die Existenz eines solchen von den Segmentalzentren der Beugernerven verschiedenen und ihnen übergeordneten Zentrums aus dem Eintritt von Beugekrämpfen der hinteren Extremitäten bei lokaler Behandlung der entsprechenden Rückenmarkspartie mit Strychninlösung und aus ihrem Verschwinden infolge eines in der Höhe des dritten Spinalnervenpaares geführten Schnittes. Indessen sieht man — wie ich gegen Gad behaupten muß — auch bei allgemeiner Strychninvergiftung (vom Lymphsack aus) Beugekrämpfe nicht selten den Streckkrämpfen vorangehen, und es hindert nichts die Annahme, daß ihr Erscheinen bei

---

[1]) J. Gad, Verhandl. physikal.-med. Ges. Würzburg, N. F., 18, Nr. 8, 1884; J. Gad u. J. F. Heymans, Kurzes Lehrbuch der Physiologie. Berlin 1892, S. 111. — [2]) O. Langendorff, Korrespondenzbl. d. Allgem. mecklenburg. Ärztevereins 1893, Nr. 150. Ich bin in dem Selbstreferat auf die von mir angestellten Versuche nicht eingegangen; eine ausführliche Darstellung derselben habe ich bis jetzt nicht gegeben.

der angeblich lokalen Vergiftung nichts ist als das erste Stadium einer sich langsam ausbildenden allgemeinen. Daß ein Schnitt durch das obere Rückenmark die Krämpfe zum Verschwinden bringt, darf nicht befremden, da solche Schnitte durch den mit ihnen verbundenen Shock auch bei voll ausgebildeter Allgemeinvergiftung die Krämpfe des Hinterkörpers meist mit einem Schlage aufheben. Ich habe die Beugekrämpfe der Hinterbeine auch eintreten sehen, wenn ich einen kleinen Strychninkristall auf die distale Schnittfläche des in seiner Mitte durchschnittenen Kopfmarkes brachte, und habe sie verschwinden sehen, wenn ich dann das Mark dicht unter dem ersten Wirbel durchschnitt. Das Zentrum Gads soll doch aber weiter hinten liegen.

Andere experimentelle Tatsachen, durch welche die Existenz derartiger spinaler Koordinationszentren gefordert würde, sind nicht vorhanden. Es liegt auch keine Notwendigkeit zu ihrer Annahme vor. Die Reflexzentren, durch die geordnete Reflexe vermittelt werden, kann man auffassen als physiologische Kombinationen, die nur eine funktionelle, keine anatomische Einheit darstellen. Jedes derartige Zentrum besteht aus der Summe der motorischen Zellen, die den bei der betreffenden Bewegung beteiligten Bewegungsnerven zum Ursprung dienen. Viele davon mögen einander anatomisch benachbart oder gruppenweise durch Strangzellen zusammengefaßt sein. Andere liegen aber räumlich voneinander getrennt und sind nur sozusagen durch ein funktionelles Band miteinander verbunden. Nur wenn dies so ist, werden die vielfachen variablen Kombinationsmöglichkeiten der bei den mannigfaltigen spinalen Reflexen beteiligten Muskeln verständlich. Gegenüber einem nativistischen, die Präexistenz angeborener Zentren voraussetzenden Standpunkt hat eine empiristische Auffassung weit mehr für sich, der zufolge es sich bei diesen Bewegungskombinationen, nach einem Ausdruck Lotzes, nicht um „Mechanismen der ersten Konstruktion, sondern um Mechanismen der Übung“ handelt. Nur insoweit wäre dabei an angeborene Einrichtungen zu denken, als die Herstellung nützlicher und zweckmäßiger Verbindungen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung oft geübt und die Anlage dazu als Vermächtnis früherer Geschlechter vererbt worden ist. Vor allem dürfte dies für die lokomotorischen Muskelkombinationen gelten.

Auch die Reflexzentren des Kopfmarkes haben in dieser Beziehung vor denen des Rückenmarkes nichts voraus. Die verwickelten Muskelkombinationen, deren Zustandekommen an die Existenz der *Medulla oblongata* geknüpft ist und für die man zusammenfassende koordinatorische Zentren mit so großer Freigebigkeit konstruiert hat, bedürfen solcher Einrichtungen nicht. Es ist auch niemals wirklich nachgewiesen worden und läßt sich auch gar nicht nachweisen, daß im Kopfmark Koordinationszentren für den Brechakt, für Niesen, Husten, Lachen und Weinen usw. liegen. Nur insofern ist das Kopfmark bei diesen Reflexen beteiligt, als in ihm ein Teil der Segmentalzentren gelegen ist, die den dabei in Betracht kommenden Muskeln zugehören. Das Brechzentrum z. B. setzt sich zusammen aus den bulbären Zentren der bei der Bewegung des Magens und Schlundes beteiligten Vagusfasern und den spinalen Zentren der *Nervi phrenici* und der die Bauchmuskeln beherrschenden Dorsalnerven. Das Zentrum erstreckt sich also von der Oblongata bis tief in das Brustrückenmark hinein und ist keineswegs auf einen circumscripten Herd des Zentralorganes angewiesen. Eine Stütze für die Richtigkeit dieser Auffassung sehe ich in der nachgewiesenen Teilbarkeit

solcher Zentren. So läßt sich eine geordnete Tätigkeit der beim Brechakt wie beim Wiederkäuen wesentlich beteiligten Bauchpresse (Herabsteigen des Zwerchfells und Kontraktion der Bauchmuskulatur) auch nach hoher Rückenmarksdurchschneidung durch zentripetale Reizung des *N. splanchnicus* herbeiführen [1]).

Eigene Koordinationszentren werden auch für die außer von der Großhirnrinde vom Mittelhirn beherrschten assoziierten Augenbewegungen angenommen. In den Versuchen von Adamük [2]) über Reizung der vorderen Vierhügel hat man den Beweis für deren Existenz gesehen. Eine Nachprüfung dieser Experimente mit positivem Ergebnis steht meines Wissens noch aus. Dagegen haben die Untersuchungen Bernheimers [3]) gezeigt, daß man bei Affen die vorderen Vierhügel fortnehmen kann, ohne dadurch die assoziierten Augenbewegungen zu gefährden. Andere haben auf die Ursprungsverhältnisse der Oculomotorius- und Abducensfasern in den entsprechenden Kernen hingewiesen und in der vorhandenen Gruppierung der Faserursprünge (z. B. in dem übrigens sehr fraglichen Ursprung von für den *Rect. int.* bestimmten Fasern aus dem gekreuzten Abducenskern) die Grundlage der Bewegungsassoziation zu erkennen geglaubt. Eine solche Einrichtung würde die Annahme übergeordneter Koordinationszentren ganz unnötig machen.

Bei der Mannigfaltigkeit der binocularen Assoziationen ist indessen die generelle Annahme eigener dafür bestimmter anatomischer Einrichtungen dieser Art nicht wahrscheinlich. Doch kann hier auf die Verhältnisse nicht eingegangen werden.

Für die automatischen Koordinationen des Kopf- und Spinalmarkes (Atembewegungen) habe ich seit Jahren eine ähnliche Auffassung durchzuführen gesucht wie für die reflektorischen. Gegenüber der seit Flourens fast allgemein gewordenen Annahme eines einheitlichen koordinierenden Atemzentrums im Kopfmark habe ich versucht, der Anschauung Geltung zu verschaffen, daß das Atemzentrum nichts anderes ist als der Inbegriff aller der Ursprungszentren der Atemnerven, die sich von der oberen Oblongata an bis tief ins Brustmark erstrecken und funktionell miteinander verknüpft sind. An späterer Stelle wird auf diesen Gegenstand näher eingegangen werden müssen.

Wie weit diese dezentralisierende Anschauungsweise auch auf die willkürlichen Bewegungen anwendbar ist, die sich ja derselben spinalen und bulbären Zentren bedienen, welche zur Vermittelung der Reflexe dienen, kann hier nicht näher untersucht werden.

V. Trophische Bedeutung der Zentralorgane.

1. Sekundäre Degeneration der Nerven.

Schon seit dem Ende des 18. Jahrhunderts war bekannt, daß der distale Stumpf eines durchschnittenen Nerven seine Reizbarkeit einbüßt, während der proximale sie behält. Im Jahre 1839 entdeckte H. Nasse [4]), daß erhebliche histologische Veränderungen mit dem Schwunde der physiologischen

[1]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. 28, 75, 1882. L. ist in bezug auf den von ihm näher studierten Ruminationsreflex und dessen Zentrum zu Anschauungen gelangt, die sich durchaus mit den von mir vertretenen decken. Auch für ihn resultiert der Begriff des Zentrums für das Wiederkäuen aus einer funktionellen durch beständige Übung gezüchteten Verknüpfung aller der einfachen Zentren, die den beteiligten Nerven zum Ursprung dienen (Pflügers Arch. 34, 295, 1884). — [2]) Adamük, Onderzoekingen Physiol. Laborator. Utrecht II. R. 3, 140, 1870; Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1870, S. 65. — [3]) St. Bernheimer, Wiener klin. Wochenschr. 1899, Nr. 52; Sitzungsber. Wien. Akad. 108 (3), 299, 1899. — [4]) H. Nasse, Müllers Arch. f. Anatomie 1839, S. 405.

Leistungsfähigkeit einhergehen, und seither ist das funktionelle wie das histologische Verhalten des der Degeneration verfallenden Nerven Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Trotzdem sind noch viele Punkte kontrovers, die Deutung des mikroskopischen Befundes vielfach strittig[1]).

So sind die Meinungen darüber verschieden, ob bei der Nervendegeneration alle Bestandteile der Nervenfaser oder nur das Mark oder nur Mark und Achsenzylinder zerstört werden, ob und wie die Trümmer der zerstörten Faser resorbiert werden, ob die Entartung an der Schnittstelle beginnt und zentrifugal fortschreitet oder ob sie gleichzeitig alle Teile der Nerven ergreift oder gar in der Peripherie beginnend zentralwärts zur Schnittstelle sich fortpflanzt. Nach den neuesten Untersuchungen[2]) ist es indessen sehr wahrscheinlich, daß der Degenerationsprozeß nahezu gleichzeitig den ganzen distalen Anteil des Nerven bis in seine äußersten Verzweigungen befällt und sich auf sämtliche Elemente seiner Fasern erstreckt.

Die ersten degenerativen Veränderungen durchschnittener oder durchquetschter Nerven machen sich bei Warmblütern schon kurze Zeit nach der Verletzung bemerklich; ihren frühesten Stadien (Zerfall der Achsenzylinderfibrillen) geht aber der Verlust der Aufnahmefähigkeit für Reize voraus. Über das Schwinden der Erregbarkeit liegen zahlreiche Angaben vor[3]). Gewöhnlich nimmt man mit Longet an, daß bei Säugetieren der Nerv erst vier Tage nach der Durchschneidung seine Reizbarkeit eingebüßt hat; doch gilt dies höchstens für den Hund; bei Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten ist sie schon nach 48 Stunden verschwunden (Ranvier), bei der Taube nach $2^1/_2$ Tagen (Waller). Lange scheint sie sich bei den Einhufern zu erhalten; doch finden sich nicht nur individuelle Verschiedenheiten innerhalb derselben Spezies, sondern auch Differenzen bei verschiedenen Nerven desselben Individuums und sogar Unterschiede im Absterben der funktionell verschiedenen Nervenfasern eines und desselben Nervenstammes. So fand Arloing, daß beim Esel, Pferd und Maultier die Erregbarkeit des durchschnittenen *N. facialis* in der Regel zwar nach acht bis zehn Tagen erlischt, daß sie aber gelegentlich noch am 31. Tage vorhanden sein kann. Die Hemmungsfasern des Vagus können bei diesen Tieren noch nach 17 Tagen reizbar sein und die acceleratorischen überleben, wie schon Schiff fand, die herzhemmenden Fasern dieses Nerven. Länger als in der Regel beim Warmblüter hält sich die Erregbarkeit der vom Zentralorgan abgetrennten Nerven beim Frosch: im Sommer fand sie Bethe (am Ischiadicus) nach 15 bis 18 Tagen, im Winter nach 20 Tagen erloschen; durch künstliche Erwärmung der Frösche kann man indessen den Eintritt der Unerregbarkeit sehr beschleunigen. Bei winterschlafenden Säugetieren ist während des Schlafes die Degeneration durchschnittener Nerven sehr verlangsamt (Schiff)[4]).

Die anatomischen Veränderungen der Nerven nach der Durchschneidung (Markzerfall) sind so auffallend, daß sie dazu dienen können, die periphere Verbreitung eines Nerven mit größerer Sicherheit festzustellen, als die subtilste Präparation es vermag. Zu diesem Zwecke zuerst von Waller empfohlen, wird diese nach ihm benannte Methode sehr oft benutzt.

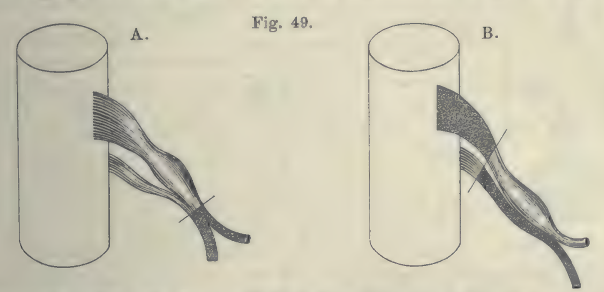
---

[1]) Siehe die ausführliche Zusammenfassung von H. Stroebe, Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 6, 849, 1895; ferner H. Schmaus, Vorlesungen über die pathol. Anat. d. Rückenmarks, Wiesbaden 1901, S. 94 ff. — [2]) O. v. Büngner, Zieglers Beiträge zur pathol. Anat. 10, 321, 1891; vgl. auch A. Bethe, Allg. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, Leipzig 1903, S. 153 ff. (Nach Bethe schreitet die Degeneration von der Schnittstelle aus von Segment zu Segment nach der Peripherie fort.) — [3]) F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (Deutsch von Hein) 1, 49, Leipzig 1847; M. Schiff, Pflügers Arch. 18, 172, 1878; S. Arloing, Arch. de physiol. (5. sér.) 8, 75, 1896; A. Bethe, a. a. O. — [4]) Schiff hat unter Umständen bei Winterfröschen den abgetrennten Nerv bis in die 13. Woche erregbar gefunden (Lehrb. d. Physiol., Lahr 1858/59, S. 112); die anatomischen Veränderungen treten hier sehr spät auf und sind sehr geringfügig (E. Neumann, Arch. f. Entwickelungsmechanik 13, 471, 1901). Siehe auch L. Merzbacher, Pflügers Arch. 100, 568, 1903.

Als sekundäre Degeneration bezeichnet man die bis in die feinsten Verzweigungen der Nerven sich erstreckende Entartung im Gegensatze zur primären oder traumatischen. Diese besteht in Veränderungen, die lediglich als eine lokal beschränkte Folge der Verletzung aufzufassen sind und deshalb sich auch am zentralen Stumpfe der durchschnittenen Nerven nachweisen lassen. Nach Engelmann geht hier die Veränderung der Nervenfaser nur bis zum nächsten Ranvierschen Schnürring; doch wird dieser Angabe vielfach widersprochen. Nach Bethe würde ein Unterschied zwischen primärer und sekundärer Degeneration überhaupt nicht bestehen, sondern das Trauma die einzige Ursache der nach Kontinuitätstrennung usw. eintretenden Degeneration sein[1]).

Bei der Durchschneidung eines gemischten Nervenstammes degenerieren die im peripheren Teil enthaltenen motorischen und sensiblen Fasern in gleicher Weise, der zentrale Stumpf bleibt im wesentlichen unverändert. Waller[2]) führte seine Durchschneidungsversuche an den Rückenmarkswurzeln aus, von denen die vorderen nur motorische, die hinteren mit dem Intervertebralganglion verbundenen nur sensible Elemente enthalten. Wurden beide

Fig. 49.



Das Wallersche Gesetz. Nach Cl. Bernard. In beiden Bildern ist die Schnittführung ersichtlich. Die degenerierenden Abschnitte der spinalen Wurzeln dunkel punktiert.

zentral vom Ganglion durchschnitten, so entartete der ganze distale Teil der vorderen Wurzel und der proximale, d. h. der mit dem Rückenmark noch in Zusammenhang gebliebene Abschnitt der hinteren Wurzel. Der proximale Anteil der vorderen und alle mit dem Ganglion in Verbindung gebliebenen Anteile der hinteren Wurzel — nebst ihrer peripheren Verbreitung — blieben unversehrt. Wurden dagegen die beiden Wurzeln unterhalb des Ganglions durchtrennt, so blieben die proximalen Stümpfe intakt, während die distalen degenerierten.

In Fig. 49 ist dieses Versuchsergebnis, dem man den Namen des Wallerschen Gesetzes gegeben hat, schematisch dargestellt.

Die Wallerschen Versuche sind oft, zuerst von Cl. Bernard, wiederholt und bestätigt und der daraus gezogene Schluß, daß das Rückenmark das trophische Zentrum der motorischen, das Spinalganglion das der sensiblen Nervenfasern enthalte, ist allgemein angenommen worden. Die widersprechenden Versuchsergebnisse, zu denen einige Untersucher gelangt sind, beruhen teils, wie die gänzlich abweichenden von Vejas, auf

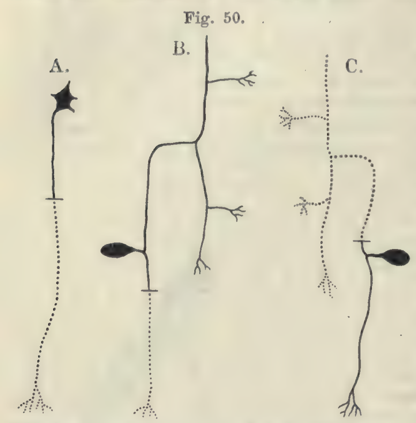
---

[1]) W. Engelmann, Pflügers Arch. 13, 474, 1876; A. Bethe, a. a. O. — [2]) A. Waller, Compt. rend. Acad. des sciences 34 (1852) (sechs Mitteilungen); Müllers Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1852, S. 392.

unvollkommener Versuchstechnik, teils lassen sie, wie die von Joseph, den Kernpunkt des Wallerschen Gesetzes unberührt[1]).

An der Hand der Neuronenlehre erscheinen die im Wallerschen Gesetz ausgesprochenen Tatsachen verständlich. Wenn jede Nervenfaser ein Ganglienzellenfortsatz ist, ist zu begreifen, daß sie nach Abtrennung von ihrer Ursprungszelle zugrunde geht. Die motorischen Fasern, die in der Vorderwurzel enthalten sind, stammen aus den großen Nervenzellen der Vorderhörner des Rückenmarks und haben daher dort ihr trophisches Zentrum; die sensiblen Nervenfasern wurzeln dagegen in den Zellen des Intervertebralganglions und gehen deshalb zugrunde, wenn sie von ihnen getrennt, bleiben erhalten, wenn sie mit ihnen in Zusammenhang geblieben sind.

Fig. 50.



Schematische Darstellung der sekundären Entartung der Neurone nach Durchschneidung der Nervenfasern. *A* motorisches, *B* und *C* sensibles Neuron. Der degenerierende Anteil punktiert.

Fig. 50 stellt schematisch diese Verhältnisse dar. *A* ist ein motorisches Neuron, *B* und *C* sensible Neurone. Die bei den angegebenen Schnittführungen degenerierenden Abschnitte der Fasern sind punktiert. Bei *C* muß natürlich die Entartung sich bis in das Rückenmark hinein erstrecken.

Es ist nach dem Gesagten verständlich, daß nicht nur Nervendurchschneidungen zur sekundären Degeneration der Nervenfasern führen, sondern daß auch Zerstörung der Nervenzellen solche zur Folge haben müssen.

Worin der trophische Einfluß, den man danach den Ganglienzellen zuzuschreiben gezwungen ist, eigentlich besteht, ist ganz unklar. Alle darüber geäußerten Vermutungen sind ungenügend; auch die von vornherein wahrscheinlichste, daß funktionelle Inanspruchnahme notwendig sei zur Erhaltung der Struktur und Leistungsfähigkeit, reicht nicht aus und bedürfte außerdem, auch wenn sie zuträfe, erst wieder einer Erklärung. Es erscheint mir müßig, die verschiedenen Deutungsversuche hier aufzuzählen.

Als retrograde Degeneration bezeichnet man Veränderungen, die in cellulipetaler Richtung von der Stelle der Durchschneidung eines Nerven auftreten und nicht nur die Nervenfasern, sondern auch die Nervenzellen beteiligen.

[1]) Claude Bernard, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux 1, 235, Paris 1858; P. Vejas, Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Spinalganglien, Inaug.-Dissert., München 1883; M. Joseph, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 296. Joseph fand nach proximal vom Ganglion geschehener Durchschneidung der Hinterwurzeln ein dünnes Faserbündel des peripheren Stumpfes entartet und ein entsprechendes im zentralen Stumpfe erhalten und schloß daraus, daß ein kleiner Teil der Fasern der hinteren Wurzel sein nutritives Zentrum nicht im Ganglion, sondern im Rückenmark habe; übrigens wird diese Angabe bestritten.

An letzteren zeigen sich diese Erscheinungen schon sehr früh (Zerfall des Nisslschen Körpers, des Tigroides, „Tigrolyse"); die degenerativen Veränderungen der Fasern scheinen erst sekundär, als Folgen der Zellenentartung, einzutreten.

Auf einer retrograden Degeneration beruhen die anatomischen Veränderungen im Rückenmarksgrau, in den spinalen Wurzeln und den zentralen Nervenstümpfen, die man längere Zeit nach der Amputation von Gliedern (bei Menschen und Tieren) oder nach Nervenexzisionen beobachtet hat, bei denen eine Regeneration ausgeschlossen war. Die Guddensche Methode zur Auffindung der Ursprungsgebiete bestimmter Nerven beruht, soweit nicht, wie bei ihrer Ausführung an Neugeborenen, nur eine Entwickelungshemmung (Agenesie) der zentralen Teile in Betracht kommt, auf der experimentellen Erzeugung solcher retrograder Degenerationen[1].

Das Gesetz, das für die Neurone erster Ordnung gilt, hat auch für die Neurone höherer Ordnung Gültigkeit. Wird also ein Komplex grauer Substanz im Gehirn zerstört, so entarten alle diejenigen Nervenfaserzüge, die sich von den darin enthaltenen Nervenzellen ableiten.

Eine Zerstörung der Zentralwindungen der Großhirnrinde beim Menschen hat demgemäß eine sekundäre Degeneration der gesamten entsprechenden Pyramidenbahn zur Folge, von der Marksstrahlung des Großhirns und der *Capsula interna* an, durch den Hirnschenkel und das Kopfmark hindurch bis tief in das Rückenmark hinein, bis zu den Stellen, wo die Pyramidenfasern neben den Zellen der Vorderhörner ihr Ende finden.

Fig. 51.

Sekundäre auf- und absteigende Degeneration bei einer Querschnittserkrankung im oberen Brustmark. Aufwärts sind die Gollschen Stränge und die Kleinhirnbahnen, abwärts die Pyramidenseitenstrangbahnen entartet. Nach Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. u. Therap. d. inneren Krankheit. 3, 12. Aufl., Leipzig 1899, Vogel.

Ähnliches wird bei den sogenannten Querschnittsläsionen des Rückenmarks beobachtet; sind sie total, so findet man bestimmte Strangsysteme nach oben und nach unten von der Verletzungsstelle degeneriert. Man spricht hier demgemäß von absteigender und aufsteigender sekundärer Degeneration. In den beiden durch die Läsion begrenzten Rückenmarksabschnitten verläuft die Degeneration in verschiedenen Systemen. Absteigend degenerieren nämlich diejenigen Fasermassen, deren trophische Zentren (Ursprungszellen) oberhalb der Läsionsstelle gelegen sind, aufsteigend diejenigen, deren Zellen unterhalb derselben liegen.

Schematisch stellen sich die Verhältnisse nach einer Querschnittserkrankung im oberen Brustmark etwa so dar, wie Fig. 51 es anzeigt.

Für die Erkennung des Faserverlaufes und Faserursprungs der zentralen Bahnen leistet das Studium der auf- und absteigenden Degenerationen äußerst wertvolle Dienste; nicht minder zur Erkennung des Sitzes zentraler Erkrankungsherde.

Zuweilen greift die Degeneration von dem primär geschädigten Neuron auf das nächste über (tertiäre Degeneration). So können von der sekundären Entartung der Pyramidenbahnen die entsprechenden Vorderhornzellen des Rückenmarks beteiligt werden und demgemäß außer diesen auch die von ihnen entspringenden motorischen Fasern zugrunde gehen.

---

[1]) Ausführliche Literaturangaben bei Stroebe, a. a. O., S. 902 ff.; A. Forel, Arch. f. Psychiatrie **18**, 162, 1887; G. Marinesco, Neurol. Zentralbl. **11**, 163, 1892; O. Kohnstamm, Schmidts Jahrbücher d. ges. Med. **261**, 253, 1899; E. Raimann, Jahrbücher f. Psychiatrie u. Neurologie 1900. S.-A.

Eine besondere Frage ist die, ob und inwieweit im embryonalen Leben die Existenz der peripheren (motorischen) Nerven von den Zentren abhängt. E. Neumann[1]) ist auf Grund eigener und fremder Beobachtungen an Fällen von Anencephalie und Amyelie u. ä. mit E. H. Weber der Meinung, daß im Embryo zwar die Entstehung der motorischen Bahnen von den Nervenzentren ausgeht und deren Präexistenz voraussetzt, daß sie aber, einmal entstanden, während der Fötalzeit wahrscheinlich des trophischen Einflusses der Zentralorgane nicht mehr bedürfen und deshalb auch in solchen Fällen vorhanden und gut entwickelt sein können, in denen das Rückenmark während des Fötallebens zugrunde gegangen ist.

2. Regeneration der Nerven.

Durchschnittene Nerven können morphologisch und physiologisch sich wiederherstellen. Eine Regeneration der Nervenleitung ist selbst dann noch möglich, wenn infolge einer Neurektomie die beiden Stümpfe der Nerven weit voneinander abliegen; doch erleichtert deren nahe Berührung die Restitution. Sicher ist aber, daß eine Verheilung der durchschnittenen Nerven *per priman intentionem* nicht möglich ist; selbst dann bleibt eine solche aus, wenn die Stümpfe durch Anlegung einer Nervennaht möglichst innig miteinander vereinigt worden sind[2]). Die nächste Folge der Nervendurchschneidung ist stets die Degeneration. Aber noch während sie im Gange ist, pflegt die Regeneration zu beginnen. Aller Wahrscheinlichkeit nach bedarf die Regeneration der Mitwirkung der entsprechenden Nervenzellen.

Noch gehen die Meinungen über den mikroskopischen Ablauf des Regenerationsvorganges weit auseinander[3]); besonders darüber, aus welchem Material die neugebildeten Nervenfasern entstehen, ob und inwieweit der zentrale Stumpf des Nerven bei der Neubildung sich beteiligt u. a. m. Die größte Wahrscheinlichkeit hat für sich die Ansicht, daß die neuen Nervenfasern durch Auswachsen des unversehrt gebliebenen zentralen Teiles des Nerven entstehen (Waller). Das geschädigte Neuron würde also in der Weise sich regenerieren, daß es die alten Bahnen gewissermaßen aufsucht und in ihnen bis zum Endorgan fortwächst. Eine aktive Beteiligung der ernährenden Ganglienzelle wäre bei dieser sehr plausiblen Auffassung nicht in Abrede zu stellen. Andererseits wird eine autogene Entstehung von Nervenfasern aus den degenerierten Massen des peripheren Nervenanteils oder aus Substanzen, die an deren Stelle getreten sind, mit oder ohne eine gewisse trophische Beteiligung des Zentrums, behauptet (Philippeaux u. Vulpian, E. Neumann). Neuerdings hat Bethe die autogene Regeneration in dem vom Zentrum völlig getrennten Nerven lebhaft verteidigt; wie nach seiner Anschauung die sekundäre Degeneration nichts zu tun hat mit der Aufhebung des Zusammenhanges mit der Nervenzelle, so soll die Nervenzelle auch bedeutungslos für die Regeneration sein[4]).

---

[1]) E. Neumann, Arch. f. Entwickelungsmechanik d. Organismen **13**, 448, 1901. — [2]) Die älteren Angaben bei H. Falkenheim, Zur Lehre v. d. Nervennaht, Inaug.-Dissert., Königsberg i. Pr. 1886. — [3]) H. Stroebe, a. a. O.; E. Neumann, Arch. f. mikroskop. Anat. **18**, 302, 1880; v. Büngner, a. a. O. — [4]) A. Bethe, a. a. O., S. 182 ff. Die Angaben von Philippeaux u. Vulpian (1859) hat letzterer später ausdrücklich widerrufen (Arch. de physiol. 1874, p. 185). van Gehuchten (Bull. Acad. roy. de Belgique 1904, p. 50) hat die Versuche von Bethe bestätigt; doch sind Langley u. Anderson (Journ. of Physiol. **31**, 418, 1904) zu wesentlich abweichenden Ergebnissen gelangt. Die vorliegenden, anscheinend im Sinne einer autogenen Regeneration sprechenden Befunde mehrerer Chirurgen sind nicht gegen den Verdacht gesichert, daß in das periphere Ende des durchschnittenen Nerven Fasern vom zentralen Stumpfe eines anderen, bei der Operation mit verletzten Nerven hineingewachsen seien. Siehe ferner auch Münzer, Neurol. Zentralbl. 1902, S. 1090 und 1903, S. 62.

Daß bei den höheren Wirbeltieren eine morphologische und funktionelle Regeneration auch innerhalb der Zentralorgane vorkommt, ist nicht wahrscheinlich. Bei Amphibien und Reptilien ist sie nach Durchschneidung des Rückenmarks sicher konstatiert; für die Taube ist sie von Brown-Séquard behauptet worden. Am Säugetierrückenmark scheinen zwar Ansätze zu einer Wiederherstellung der durchschnittenen Nervenfasern vorzukommen, doch führen sie zu keiner Restitution der Leitung.

3. Trophischer Einfluß der Nervenzentren auf periphere Organe.

Wenn ein Nerv durchschnitten wird, entartet nicht nur sein distaler Anteil, sondern allmählich werden auch die von ihm abhängigen Muskeln ergriffen und verfallen der Atrophie. Auch bei solchen Rückenmarkserkrankungen ist dies der Fall, bei denen die grauen Vordersäulen, speziell die in ihnen gelegenen motorischen Nervenzellen geschädigt und zerstört sind (*Poliomyelitis anterior*, amyotrophische Lateralsklerose). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Drüsen, die ebenfalls der Atrophie verfallen, wenn der zugehörige sekretorische Nerv durchschnitten wird (*Chorda tympani* und Submaxillardrüse).

Man hat diese Tatsachen so erklärt, daß man sagte: Nervenzelle, Nervenfaser und Muskelfaser (bzw. Drüsenzelle) bilden zusammen eine trophische Einheit; wie die Ganglienzelle die Nervenfaser erhält und ernährt, so ist sie auch für die mit dieser verbundene Muskelfaser (oder Drüsenzelle) das nutritive Zentrum. Man könnte dieses Verhältnis auch so ausdrücken, daß die funktionellen Antriebe, die vom Zentralorgan aus durch den Nerv das Erfolgsorgan erreichen, zugleich trophische Reize seien, bei deren Fehlen das Organ zugrunde gehen müsse. Dann wäre die degenerative Atrophie der Muskeln zugleich eine Inaktivitätsatrophie[1]), und es wäre verständlich, daß fortgesetzte Galvanisierung gelähmter Muskeln sie vor dem Zugrundegehen schützen kann. Daß bei corticalen Lähmungen solche Atrophien, wenigstens primär, nicht auftreten, brauchte nicht auf einen mystischen Einfluß der Vorderhornzellen bezogen, sondern könnte dadurch erklärt werden, daß in solchen Fällen das noch bestehende Reflexvermögen die Muskelfaser aktiv erhält.

Größere Schwierigkeit für die Erklärung machen die bei Nervenkrankheiten oft zur Beobachtung kommenden trophischen Störungen der Haut und ihrer Anhangsgebilde, sowie der Knochen und der Gelenke. Es sei erinnert an den sogenannten „neurotrophischen" Decubitus bei Querschnittserkrankungen des Rückenmarkes, an das Ausfallen der Haare, der Nägel, der Zähne bei Tabes u. a. m., an den *Herpes zoster* im Verlauf der Nerven bei Neuralgie, an tabetische Knochenbrüchigkeit und Arthropathien u. a. m.

Vielfach hat man diese Erscheinungen durch die Annahme trophischer Nerven zu erklären gesucht, denen natürlich auch trophische Zentren

---

[1]) Daß die bloße Untätigkeit eines Muskels andere Strukturveränderungen desselben herbeiführen kann wie die bei fehlender Innervation entstehenden, ist bekannt; auf die Art und Ursache der Verschiedenheit kann indessen hier nicht eingegangen werden.

entsprechen müßten. Doch scheint diese Annahme nicht geboten zu sein; ist es doch sehr wahrscheinlich, daß in vielen derartigen Fällen die Empfindungslähmung eine wesentliche Rolle spielt. Ferner wäre auf die meist gleichzeitig vorhandenen vasomotorischen Störungen hinzuweisen. Endlich würden manche Fälle (Herpes) durch das Vorhandensein einer Neuritis und Fortpflanzung des entzündlichen Vorganges auf die Haut zu erklären sein.

Noch weniger als durch klinische Erfahrungen ist die Annahme eines spezifisch trophischen Einflusses der Nervenzentren auf die Gewebe durch experimentelle Resultate gestützt.

Als Typus der neuroparalytischen Entzündung galt lange die von Magendie entdeckte Keratitis nach intracranieller Durchschneidung des Trigeminus[1]). Allein gerade hier läßt sich der Beweis liefern, daß lediglich die Sensibilitätslähmung der Hornhaut die Quelle der Erkrankung ist. Das unempfindliche Organ ist in viel höherem Maße Traumen ausgesetzt als das normale, das durch seine Sensibilität und die mit ihr zusammenhängenden Schutzreflexe vor Schädigung behütet wird. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liegt — ganz abgesehen von den pathologisch-anatomischen Gründen, die für sie sprechen — vor allem darin, daß beim Kaninchen bei sorgfältiger Fernhaltung von Traumen durch künstliche Schutzvorrichtungen die Hornhautaffektion nach Trigeminusdurchschneidung ausbleibt[2]). Beim Menschen, der sein unempfindliches Auge besser zu schützen versteht und bei dem das nahe gelegene andere Auge und der doppelseitig spielende Lidschlußreflex das anästhetische Auge bewachen hilft, pflegt nach Exstirpation des *Ganglion semilunare (Gasseri)* überhaupt keine Keratitis einzutreten[3]). Beim Kaninchen hat Ranvier die ganze Hornhaut durch Circumzision aller Nerven beraubt; dennoch blieb sie völlig klar, weil die empfindlich gebliebene Nachbarschaft sie schützte. Durchschneidet man einem so operierten Tiere noch den *N. trigeminus* in der Schädelhöhle, so tritt mit Sicherheit die Keratitis ein[4]). Trophische Hornhautnerven und entsprechende trophisch wirksame Zentralorgane anzunehmen, liegt danach also kein Anlaß vor.

Ein weiteres klassisches Beispiel ist die nach Durchschneidung der Vagi auftretende Lungenentzündung. Auch sie ist als eine neuroparalytische bezeichnet worden im Sinne der Annahme trophischer Nerven. Schon Traube hat sie indessen zutreffend als Schluckpneumonie aufgefaßt, entstanden durch das Hineingelangen von Speichel, Nahrungsbestandteilen usw. in die der Empfindung beraubten Luftwege[5]). Von den vielen Beobachtungen, welche die Richtigkeit dieser Auffassung dartun, sei nur aus neuerer Zeit der von Pawlow gelieferte Beweis angeführt, der darin besteht, daß Hunde die beiderseitige Vagusdurchschneidung

---

[1]) F. Magendie, Journ. de physiol. expérim. **4**, 176, 1824; Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten (A. d. Franz. von G. Krupp), Leipzig 1841, S. 243. (Nach Longet hat H. Mayo schon ein Jahr vor Magendie die Trigeminuskeratitis beschrieben.) Cl. Bernard, Leçons sur la physiol. et la pathol. du systéme nerveux **2**, 48 ff., Paris 1858. — [2]) H. Snellen, Holländ. Beitr. z. Natur- u. Heilk. 1857; Senftleben, Virchows Arch. f. path. Anat. **65**, 69, 1875 u. **72**, 278, 1878. Durch die Versuche von Senftleben wird auch die auch heute noch von vielen geteilte Meinung Meißners widerlegt (Meißner u. Büttner, Zeitschr. f. rat. Med. (3. Reihe) **15**, 254, 1862), daß die Hornhaut durch die Trigeminusdurchschneidung weniger widerstandsfähig gegen traumatische Einflüsse werde. — [3]) F. Krause, Münchner med. Wochenschr. 1895, Nr. 25 f., S. 18 d. S.-A. — [4]) L. Ranvier, Leçons d'anatomie générale, Paris 1881, p. 413 ff.; A. Hanau, Zeitschr. f. Biol. **16**, 146, 1897. Sehr ausführlich handeln über die *Keratitis neuroparalytica* unter Berücksichtigung der gesamten Literatur: H. Wilbrand und A. Sänger, Die Neurologie des Auges **2**, 206 ff., Wiesbaden 1901, — [5]) L. Traube, Gesammelte Beitr. z. Pathol. u. Physiol. **1**, 1, Berlin 1871. Betreffs der zahlreichen anderen Arbeiten vgl. O. Frey, Die pathologischen Lungenveränderungen nach Lähmung der *Nervi vagi* (Züricher Preisschrift), Leipzig 1877.

überstehen und auch keine Pneumonie bekommen, wenn durch eine Speiseröhrenfistel das Hineingelangen von Futterbestandteilen in den Kehlkopf gehindert und von einer Magenfistel aus die Ernährung des Tieres besorgt wird[1]).

Ähnlich steht es mit anderen Fällen. So hatte Eichhorst auf Grund von Beobachtungen an Vögeln (Tauben) behauptet, der *N. vagus* führe trophische Fasern für den Herzmuskel. Infolge eigentümlicher anatomischer Verhältnisse fehlt nämlich hier die Affektion der Lungen, und der Tod nach Vagusdurchschneidung ist hier sehr verspätet und lediglich durch Inanition bedingt. Eichhorst, der bei der Sektion solcher Tiere eine fettige Entartung in den Elementen des Herzmuskels fand, zog daraus den erwähnten Schluß. Indessen mit Unrecht, da schon die Inanition allein genügt, um eine fettige Degeneration in vielen Organen, auch im Herzmuskel, zu erzeugen[2]).

Das physiologische Experiment liefert, wie aus dem Vorhergehenden folgt, keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß das cerebrospinale Zentralorgan einen spezifisch trophischen Einfluß auf die Gewebe ausübe.

Auch den Spinalganglien kommt ein solcher nicht zu. Für die oft gehegte Vermutung ihrer trophischen Funktion schien eine experimentelle Grundlage geschaffen zu sein, als Joseph bei Katzen, denen er das Ganglion des zweiten Halsnerven mit Einschluß eines Stückes der hinteren und der vorderen Wurzel ausgeschnitten hatte, im Ausbreitungsgebiete des Nerven, doch nur in einem beschränkten Teile desselben, Haarausfall (Alopecie) beobachtet hatte. Doch ist der Mechanismus dieser Erkrankung noch durchaus unklar. Vasomotorische Lähmung dürfte nicht mitspielen, da die Gefäßnerven erst mit tiefer entspringenden Spinalwurzeln austreten; doch dürften Sensibilitätsstörungen mit ihren Folgen in Betracht kommen und auch neuritische Prozesse nicht ausgeschlossen sein[3]).

Ganz vereinzelt stehen die Angaben von Gaule, der bei Stichverletzung einzelner Spinalganglien trophische Veränderungen der Haut und Blutungen in die Muskeln beobachtet haben will. Derselbe Autor hat angegeben, daß eine Durchschneidung des *N. trigeminus* im Ganglion oder distalwärts davon augenblicklich erkennbare Ernährungsstörungen der Hornhaut hervorbringe[4]).

Auch diese Angaben, denen offenbare Versuchsfehler zugrunde liegen, nötigen ebensowenig wie die vorliegenden klinischen Erfahrungen, den Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien eine über die Erhaltung ihres Nervenfortsatzes hinausgehende trophische Wirksamkeit zuzuerkennen.

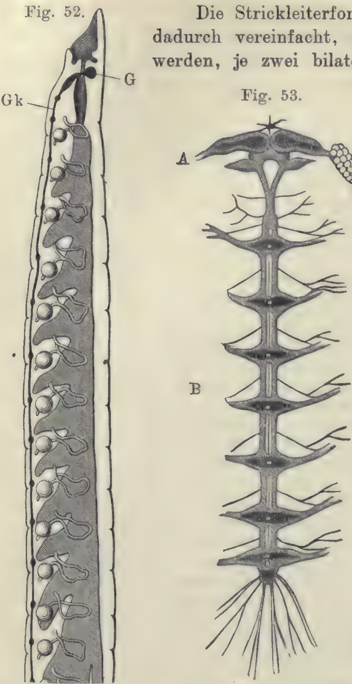
3. Die segmentale Bedeutung von Rücken- und Kopfmark.

Bei vielen wirbellosen Tieren zeigt der Körper eine ausgesprochene Gliederung in hintereinander folgende, einander mehr oder weniger gleichwertige Segmente (Metameren). Dieser Segmentierung entspricht ein ebenfalls gegliedertes nervöses Zentralorgan. Den vordersten Teil desselben bildet ein Gehirn (Schlundganglion); an dieses schließt sich eine bilateral-symmetrische Kette von Ganglien an, die durch Quer- und Längskommissuren miteinander verbunden sind und von denen jedes Paar einem Körpersegment zugehört. Diese Ganglienkette heißt das Bauchmark.

---

[1]) J. P. Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen (deutsch v. A. Walther), Wiesbaden 1898, S. 65; P. Katschkowsky, Pflügers Arch. **84**, 15, 1901. — [2]) H. Eichhorst, Die trophischen Beziehungen der *Nervi vagi* zum Herzmuskel. Berlin 1879; R. Zander, Pflügers Arch. **19**, 324 ff., 1879; A. Hofmann, Virchows Arch. **150**, 161, 1897. — [3]) M. Joseph, Virch. Arch. f. pathol. Anat. **107**, 119, 1887 u. **114**, 548, 1888; S. Samuel, ebenda **114**, 378, 1888. — [4]) J. Gaule, Zentralbl. f. Physiol. **5**, 409 u. 450, 1891; **6**, 313 u. 361, 1892. Vgl. dazu C. Eckhard, ebenda **6**, 328, 1892 und J. Salvioli, Arch. per le szienze med. **20**, 393.

Die Strickleiterform dieses Nervensystems wird meist dadurch vereinfacht, daß die Querkommissuren verkürzt werden, je zwei bilaterale Ganglien also anscheinend zu einfachen Nervenknoten verschmelzen. In dieser Form finden wir das nervöse Zentralorgan bei den Anneliden (Fig. 52) und bei manchen Arthropoden (Fig. 53 und Fig. 54; vgl. auch später Fig. 61). Jedes dieser Bauchmarkganglienpaare ist das physiologische Zentrum für die entsprechende Körpermetamere, die aus ihm ihre afferenten und efferenten Nerven erhält. Indessen verwischt sich bei den meisten Klassen der Gliedertiere die segmentale Anordnung des Bauchmarkes durch Verschmelzung der hintereinander gelegenen Ganglien; die so weit gehen kann, daß sich fast die Gesamtheit derselben zu einer einzigen Masse kondensiert.

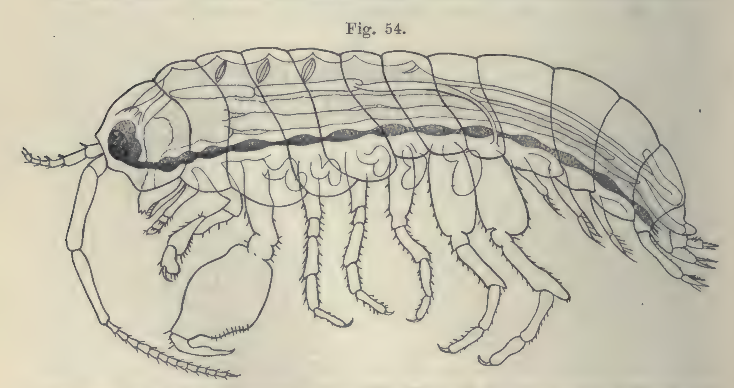


Nervensystem einer Annelide (Blutegel). *G* Gehirn, *Gk* Ganglienkette. Nach Leuckart.

Nervensystem von *Porcellio scaber* (Assel). Nach Leydig. *A* Hirn, *B* Bauchmark. (Nach R. Hertwigs Lehrb. d. Zoolog.)

Bei den Wirbeltieren, auch bei den höchsten, ist eine segmentale Gliederung des Leibes und mit ihr des Zentralnervensystems im embryonalen Zustande vorhanden. Der Zahl der Urwirbel und der aus ihnen hervorgehenden

Fig. 54.



Nervensystem einer Crustacee (*Orchestria cavimana*). Nach Nebeski. Sagittalschnitt. (Aus R. Hertwig.)

segmentalen Skelett- und Muskelanlagen entsprechen hier die Segmente des Medullarrohres (Neuromeren oder Neurotome).

Später bleibt diese Gliederung noch an der Segmentierung der Wirbelsäule und dem der Wirbelanordnung entsprechenden Ursprung der spinalen Nervenwurzeln erkennbar. Im übrigen Körper, besonders auch in der Muskulatur hat sich die Metamerie mehr oder weniger verwischt. Im Rückenmark selbst deuten nur noch bei Fischen, Schlangen und einigen anderen Reptilien den Wurzelursprüngen entsprechende kleine Anschwellungen des Rückenmarks auf die anfängliche Gliederung hin[1]).

Es muß hier erwähnt werden, daß allem Anschein nach zuerst Gall im Rückenmark der Wirbeltiere das morphologische und physiologische Analogon des Bauchmarks der Gliedertiere vermutet hat[2]). Ob diese Annahme vom anatomischen Standpunkte aus ganz unbedenklich ist, soll hier nicht untersucht werden. In physiologischer Beziehung läßt sich gegen sie wenig einwenden; denn im allgemeinen ist es richtig, daß jeder Rückenmarksabschnitt, aus dem ein bilateral-symmetrisches Wurzelpaar hervortritt, für die vorderen (motorischen) Wurzeln zugleich den wahren Ursprung, für die hinteren (sensiblen) eine erste Endstation bedeutet und daher jedes durch den Wurzelursprung charakterisierte Rückenmarkssegment, indem es einen bestimmten Anteil des Körpers mit Bewegungs- und Empfindungsnerven versorgt, für diesen das primäre nervöse Zentrum darstellt. Von einer dieser Gliederung entsprechenden Metamerie des Leibes ist freilich beim entwickelten Wirbeltiere nicht mehr die Rede. Dennoch kann man auch hier noch von spinalen Segmentalzentren sprechen, wenn man darunter nicht mehr verstehen will als die durch die Ursprünge der Rückenmarkswurzeln gegebene funktionelle Beziehung bestimmter, freilich mit ihrer peripheren Projektion vielfach ineinander übergreifender Markabschnitte zu bestimmten Körperpartien.

In diesem Sinne ist auch der neuerdings besonders von den Neurologen und Chirurgen gebrauchte Begriff des Rückenmarkssegmentes aufzufassen.

Um die segmentale Bedeutung der einzelnen Rückenmarks- und Kopfmarksabschnitte kennen zu lernen, wird man daher in erster Linie mit der peripheren Verbreitung und Leistung der in den einzelnen Rückenmarkswurzeln und den ihnen homologen Gehirnnerven verlaufenden Nervenfasern zu rechnen haben.

Daraus ergibt sich zunächst die Beziehung der einzelnen Abschnitte des Zentralorgans zu den verschiedenen Partien der Körperoberfläche und zu den Skelettmuskeln. Mit Langley[3]) kann man neben diesem dem animalen Leben dienenden Anteil des Zentralorgans einen weiteren unterscheiden, der den der Willkür entzogenen und gemeinhin als vegetativ bezeichneten Verrichtungen des Körpers dient, der Innervation der glatten Muskeln, der Drüsen usw. Gaskell hat diesen das animale System gewissermaßen durchwachsenden und durchsetzenden Teil des Zentralorgans als viscerales, Langley als autonomes Nervensystem bezeichnet. Diesem Forscher zu-

---

[1]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881, S. 351 u. 384. — [2]) Gall u. Spurzheim, Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems, Paris u. Straßburg 1809, S. 25 u. 192. — [3]) J. N. Langley, Ergebnisse der Physiologie, II. Jahrg. (2), 1903, S. 818 u. Brain 26, 101, 1903.

folge besteht dasselbe aus vier voneinander getrennten Abteilungen, einem dem Mittelhirn (dem Boden des Aquädukts) angehörenden, einem bulbären (im Kopfmark gelegenen), einem sacralen und endlich dem bei weitem größten Anteil, der im Brustmark liegt und alle die für den Sympathicus bestimmten Fasern abgibt (Fig. 55).

Fig. 55.

Das autonome Nervensystem des Menschen. Nach Langley.

Der sympathische Teil des autonomen Systems reicht bei der Katze vom ersten Dorsalnerven bis zum vierten oder fünften, bei Menschen bis zum zweiten oder dritten Lendennerven.

Der sacrale Teil umfaßt das Ursprungsgebiet der sog. *Nn. erigentes* (besser *Nn. pelvici* oder Beckennerven genannt), und reicht bei der Katze vom ersten bis dritten, beim Menschen vom zweiten bis vierten Kreuzbeinnerven.

Der bulbäre Teil gehört im wesentlichen dem Ursprungsgebiet der Vagusgruppe an, der mesencephale dürfte mit der aus kleinen Zellen bestehenden Abteilung des Oculomotoriuskernes sich decken.

Die Verbindung des dorso-lumbalen Teiles des Zentralorgans mit dem Sympathicus wird von den entsprechenden Rückenmarkswurzeln aus durch die *Rami communicantes* vermittelt.

Was die Leistungen dieser einzelnen Teile des autonomen Nervensystems anlangt, so ergeben sich die des sympathischen Abschnittes aus den Verrichtungen des Sympathicus. Insbesondere sind darin die spinalen vasomotorischen (gefäßverengernden) Zentren enthalten, ferner sekretorische Zentren für die Schweißdrüsen, motorische für den *Dilatator iridis* und den Orbitalmuskel, für die glatte Muskulatur des Verdauungskanals, der Milz und des Urogenitalapparates, acceleratorische für das Herz.

Mit diesen Versorgungsgebieten decken sich zum Teil die der übrigen Abschnitte des autonomen Systems, vielfach aber in der Art, daß der sympathischen Innervation antagonistisch wirkende Innervationen parallel gehen.

Der mesencephale Abschnitt steht in Beziehung zum *Sphincter iridis* und zum Ciliarmuskel, der bulbäre läßt aus sich hervorgehen die herzhemmenden Fasern des Vagus, ferner Gefäßerweiterer für die Schleimhäute des Kopfes, Bewegungs- und Hemmungsfasern für die Darmmuskulatur (vom Oesophagus bis zum *Colon descendens*), für die Tracheal- und Bronchialmuskeln, sekretorische (?) für die Magendrüsen, die Leber, das Pankreas.

Endlich besorgt der sacrale Abschnitt: Gefäßerweiterung im Rectum, Anus und den äußeren Geschlechtsorganen; Kontraktion der Muskeln des *Colon descendens*, des Rectum und Anus; Hemmung der glatten Muskulatur des Anus; Kontraktion der Blase; Hemmung (und Kontraktion [?]) der Harnröhre; Hemmung der Muskeln der äußeren Genitalien.

I. Die Rückenmarksnerven.

1. Das Magendie-Bellsche Gesetz.

Jeder Rückenmarksnerv entspringt jederseits mit zwei Wurzeln, einer vorderen (ventralen) und einer hinteren (dorsalen). Die dorsale Wurzel tritt in ein Ganglion (Intervertebralganglion) ein, hinter dem sie sich mit der ven-

tralen vereinigt. Die Erkenntnis, daß den beiden Wurzeln eine verschiedene physiologische Bedeutung zukommt, daß die vordere die motorische, die hintere die sensible Leitung übernimmt, ist eine der wichtigsten Etappen in der Geschichte der experimentellen Physiologie. Man bezeichnet diesen Satz wohl noch häufig als den Bellschen Lehrsatz; die geschichtliche Gerechtigkeit verlangt indessen, daß ihm der Name des Magendie-Bellschen Gesetzes gegeben werde[1]).

Wenn Ch. Bell auch im Jahre 1811 erkannte, daß mechanische Reizung der vorderen Wurzeln Bewegung erzeugt, während dies bei den hinteren Wurzeln nicht der Fall ist, blieb er doch noch weit entfernt von der Erkenntnis des wahren Verhaltens. Es war Magendie vorbehalten (1822), den Nachweis zu führen, daß, wenn bei einem Tiere die hinteren Wurzeln durchschnitten werden, die betreffenden Extremitäten unempfindlich werden, ohne ihre Bewegungsfähigkeit einzubüßen, und daß andererseits die Durchschneidung der vorderen Wurzeln die Motilität lähmt, ohne die Empfindlichkeit zu beeinträchtigen. Seine klassische Form erhielt dieser Fundamentalversuch durch Joh. Müller, der ihn am Frosch anzustellen lehrte[2]). Durchtrennt man hier auf der einen Seite die für das Hinterbein bestimmten dorsalen, auf der anderen die entsprechenden ventralen Wurzeln, so wird das eine Bein völlig bewegungslos bei erhaltener Sensibilität, während das andere seine Beweglichkeit erhalten, seine Empfindlichkeit und seine Fähigkeit, Reflexe zu vermitteln, aber eingebüßt hat[3]). Weniger klar schienen anfangs die Erfolge von Reizungsversuchen zu sein. Hält man sich an den Frosch, so erkennt man allerdings unschwer, daß die Vorderwurzeln motorisch, die Hinterwurzeln sensibel sind; denn nach ihrer Durchschneidung hat mechanische oder elektrische Reizung der distalen Stümpfe nur bei den vorderen Wurzeln, Reizung der proximalen Stümpfe nur bei den hinteren Wurzeln Erfolg, und zwar entstehen im ersteren Falle Zusammenziehungen der entsprechenden Muskeln, im zweiten Schmerzäußerungen oder Reflexbewegungen. Aber beim Säugetier erhielt bereits Magendie Resultate, die ihn anfangs an der Aufstellung eines präzisen Gesetzes hinderten. Reizung der Vorderwurzeln veranlaßte nämlich hier auch deutliche Empfindung. Indessen bewies Magendie, daß es sich hierbei nur um eine entlehnte Empfindlichkeit handelt (rückläufige Sensibilität), die darauf zu beziehen ist, daß Empfindungsfasern der hinteren Wurzel umbiegen und, sich den motorischen Fasern der vorderen beigesellend, mit ihnen eine Strecke weit verlaufen. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung liegt darin, daß erstens bei durchschnittener Vorderwurzel nur die Reizung ihres peripheren, nicht aber die ihres zentralen Stumpfes Empfindung verursacht, und daß zweitens die Empfindlichkeit der vorderen Wurzel durch Durchschneidung der entsprechenden hinteren beseitigt wird. Der Übertritt der sensiblen Elemente in die Vorderwurzelbahn wird vermutlich durch die Plexus vermittelt oder findet an noch peripherer gelegenen Stellen statt[4]).

---

[1]) Die Geschichte des Magendie-Bellschen Gesetzes ist dargestellt bei: F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) **1**, Leipzig 1847; Vulpian, Leçons sur la physiol. comp. du système nerveux, Paris 1866, p. 105; S. Mayer, Hermanns Handb. d. Physiol. **2** (1), 216, 1879; C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **2**, 137, 1883; A. Bickel, Pflügers Arch. **84**, 276, 1901. — [2]) Ch. Bell, An idea of a new anatomy of the brain, submitted for the observations of his friends, London 1811; Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems (deutsch. v. M. H. Romberg), Berlin 1836, Vorrede S. XXV und S. 23 ff.: F. Magendie, Journ. de physiol. **2**, 276 et 366, 1822; Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten (deutsch. G. Krupp), Leipzig 1841, S. 255; J. Müller, Frorieps Notizen 1831, Nr. 646 u. 647; Handb. d. Physiol. **1**, 4. Aufl., 1844, S. 558. — [3]) Eine zweckmäßige von Ewald angegebene Methode zur Anstellung dieses Versuches teilt A. Bickel mit: Pflügers Arch. **67**, 300, 1897. — [4]) Ausführlich behandelt die rückläufige Sensibilität Cl. Bernard in den Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux **1**, 2. bis 6. Vorlesung.

Die Gültigkeit des Magendie-Bellschen Gesetzes wird somit durch das Vorkommen der „rückläufigen Empfindlichkeit" in den vorderen Wurzeln nicht berührt. Ebensowenig ändert daran etwas die schon den älteren Beobachtern bekannte Tatsache, daß der Durchschneidung der hinteren Wurzeln Bewegungsstörungen folgen; denn diese Störungen sind ataktischer Natur und lediglich durch den Fortfall der Empfindung bedingt. An dieser Stelle kann auf sie nicht näher eingegangen werden.

Eine andere Frage aber ist, ob man dem Gesetze eine allgemeinere Fassung zu geben und auszusprechen berechtigt ist, daß alle zentrifugalen (efferenten) Fasern das Rückenmark durch die vorderen Wurzeln verlassen, alle zentripetalen (afferenten) durch die hinteren eintreten.

Eine Reihe von Tatsachen scheint einer solchen Verallgemeinerung günstig zu sein. Zuerst bewies Pflüger, daß die gefäßverengernden Nerven durch die Vorderwurzeln verlaufen, dann Budge das gleiche von den pupillenerweiternden; später wurde gefunden, daß denselben Weg auch die Schweißnerven (Adamkiewicz, Vulpian) und die pilomotorischen Nerven (Langley u. Sherrington) nehmen [1]).

Im Gegensatz dazu hat aber Stricker angegeben, daß die gefäßerweiternden Nervenfasern, die im *N. ischiadicus* des Hundes verlaufen, das Rückenmark durch die hinteren Wurzeln des vierten und fünften Lumbalnerven verlaufen [2]).

Diese Angabe ist mehrfach bestritten worden; neuere Untersuchungen haben aber als zweifellos ergeben, daß bei vorwurfsfreier Anstellung von mechanischen oder elektrischen Reizungsversuchen an den distalen Stümpfen gewisser hinterer Wurzeln Gefäßdilatation erhalten werden kann [3]). Besonders beachtenswert sind in dieser Beziehung die Versuche von Morat und von Bayliss; letzterer erhielt beim Hunde in den Hinterbeinen bei Reizung der fünften Lumbal- bis ersten Sacralwurzel und in den Vorderbeinen von der sechsten bis achten Cervical- und der ersten Dorsalwurzel aus Gefäßerweiterung. Ähnliche Angaben hat Wersiloff gemacht. Die Frage ist nur, ob man es hierbei wirklich mit zentrifugalen Fasern zu tun hat. Bayliss lehnt, auf den negativen Ausfall von Degenerationsversuchen gestützt, diese Deutung ab; er glaubt, daß es sich um Reizung sensibler Elemente handle, die die Gefäßerweiterung nach Art eines sympathischen Axonreflexes (Langley) erzeugten, während Morat, der nach Durchschneidung der betreffenden hinteren Wurzeln eine allerdings erst spät eintretende Degeneration beobachtet hat, die zentrifugale Natur jener Fasern für sicher hält. Das letzte Wort in dieser Frage ist noch nicht gesprochen. Doch ist wichtig, daß nach den Untersuchungen von Steinach beim Frosch auch visceromotorische Nervenfasern in den hinteren Wurzeln enthalten sind, und zwar im zweiten bis sechsten Nerven für Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Rectum, im siebenten bis neunten Nerven für die Blase. Gegenüber den auf Grund sehr sorgfältiger Versuche gemachten Angaben von Steinach dürften die verneinenden Ergebnisse, die Horton-Smith erhalten hat, kaum schwer ins Gewicht fallen [4]).

---

[1]) E. Pflüger, Allg. med. Zentralzeitung 1855, S. 538 u. 602; 1856, S. 250; J. Budge, Über die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855, S. 110; A. Adamkiewicz, Die Sekretion des Schweißes, Berlin 1878, S. 52; A. Vulpian, Compt. rend. **78**, 1309, 1878; J. N. Langley u. C. S. Sherrington, Journ. of Physiol. **12**, 278, 1891. — [2]) J. Stricker, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wissensch. **74** (3), 1, 1876. — [3]) J. P. Morat, Arch. de physiol. **4** (5), 689, 1892 und Compt. rend. Acad. des Sciences **124**, 919, 1897; N. M. Wersiloff, Le physiologiste russe **1**, 48, 1898; W. M. Bayliss, Journ. of Physiol. **26**, 173, 1901. — [4]) E. Steinach, „Lotos", N. F., **14** (1893); Pflügers Arch. **60**, 593, 1895 und **71**, 523, 1898; R. J. Horton-Smith, Journ. of Physiol. **21**, 101, 1897.

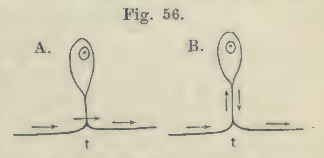
Für den Frosch wäre danach eine Verallgemeinerung des Magendie-Bellschen Gesetzes ausgeschlossen; dagegen liegt, wenn wir die Anschauungsweise von Bayliss gelten lassen, für das Säugetier bis jetzt kein absolutes Hindernis vor, das, was ursprünglich nur von den Bewegungsfasern der Skelettmuskeln galt, auf alle zentrifugalen Fasern auszudehnen und dem Gesetze die entsprechende allgemeine Fassung zu geben.

2. Bedeutung der Spinalganglien.

Die hinteren Wurzelfasern treten bekanntlich durchweg in das Spinal- oder Intervertebralganglion ein und schließen sich erst, nachdem sie dieses verlassen, den vorderen Wurzelfasern an, mit denen sie nunmehr einen aus afferenten und efferenten Bestandteilen gemischten Nervenstamm bilden. Eigentlich muß man sagen, nicht daß die hinteren Wurzelfasern das Ganglion durchsetzen, sondern daß sie in ihm entspringen. Wenn sich auch bei niederen Wirbeltieren nach manchen Angaben in den Hinterwurzeln gewisse Fasern finden, deren Ursprungszellen im Rückenmark liegen und die infolgedessen das Ganglion glatt durchlaufen (Ramón y Cajal, Lenhossék), so ist für die höheren Tiere ein solcher Nachweis nicht mit Sicherheit geliefert. Die Nervenzellen der Spinalganglien besitzen je einen Fortsatz, der noch im Ganglion sich T-förmig teilt (Ranvier) und dessen einer Ast proximalwärts in das Rückenmark zieht, dessen anderer distalwärts zur Körperperipherie verläuft.

Bei dieser Sachlage erhebt sich die Frage, ob die von der Peripherie anlangenden Erregungen die Zellen der Ganglien durchsetzen müssen, um zum Rückenmark zu gelangen, oder ob sie dieselben umgehen; denn es ist klar, daß man sich vorstellen könnte, daß die an der Teilungsstelle *t* (Fig. 56) anlangende Erregung hier entweder auf direktem Wege auf den proximalen Ast übergehen (Fig. 56A) oder in der Stammfaser aufsteigend und dann wieder absteigend erst auf dem Umwege über die Zelle zum Rückenmark gelangen könnte (Fig. 56B).

Fig. 56.



Reizleitung im Spinalganglion.

Ältere Versuche von Exner schienen zugunsten der ersten Annahme zu sprechen, denn mittels des Rheotomverfahrens stellte dieser Forscher fest, daß die der Erregung parallel laufende negative Schwankung das Spinalganglion ohne Zeitverlust durchsetzt. Andererseits hatten sowohl Wundt als Gad und Joseph aus ihren direkten Zeitbestimmungen (ersterer bei den Spinalganglien des Frosches, letztere bei dem den Spinalganglien homologen Jugularganglion des *N. vagus*) eine nicht unerhebliche Leitungsverzögerung erschlossen.

Versuche, die ich gemeinsam mit Diederichs angestellt habe, sprechen wieder zugunsten der Möglichkeit einer Umgehung der Zellen. Wir gingen von der besonders an den sympathischen Ganglienzellen gemachten Erfahrung aus, daß Aufhebung der Blutzufuhr oder Erstickung sie in kurzer Zeit zur Weitergabe anlangender Erregungsantriebe unfähig macht. Trotz mehrstündiger (bis 24 Stunden dauernder) Anämie sahen wir an den Spinalganglien des Frosches die negative Schwankung des Nervenstromes bei distaler Reizung auf den proximalen Teil der hinteren Wurzel übergehen. Ebenso erhielten wir beim Säugetier bei Reizung des Halsvagus deutliche Wirkungen auf die Atmung, nachdem 15 bis 54 Minuten vorher durch Einspritzen einer gewissen Menge einer erstarrenden Paraffinmasse in die Carotis eine lokale Anämie des Jugularknotens herbeigeführt worden war.

Endlich fanden wir, daß auch lokale oder allgemeine Nikotinvergiftung, die nach Langley und Dickinson die Leitung durch alle sympathischen Ganglien aufhebt, die durch das Vagusganglion sowie durch das *Ganglion Gasseri* in keiner Weise beeinträchtigt. Unsere an den Spinalganglien des Frosches angestellten Experimente haben eine Erweiterung und volle Bestätigung durch Steinach erhalten. Merkwürdigerweise sind sie unter dem Namen des Steinachschen Versuches in die Literatur übergegangen.

Steinach bestätigte das lange Erhaltenbleiben der Fortpflanzung des Aktionsstromes auch bei völliger Isolation des Ganglions (nach 36- bis 38stündiger Aufbewahrung der dasselbe enthaltenden Nervenwurzel); ferner zeigte er, daß am lebenden Frosch die reflektorische Reaktion viele Tage lang nach möglichster Isolierung des Ganglions fortdauern kann; endlich bewies ihm die nach dem Verfahren von Nissl an den anämisierten Nervenzellen vorgenommene mikroskopische Untersuchung, daß das Spinalganglion für die physiologischen Reize noch zu einer Zeit durchgängig ist, in der sämtliche Zellen desselben bereits der Degeneration verfallen sind.

In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen stehen auch die Erfahrungen von Morat, der bei Prüfung der reflektorischen Äußerungen strychninisierter Frösche den Erfolg einer Reizung unabhängig davon fand, ob man die sensiblen Fasern oberhalb oder unterhalb des Ganglions reizte, und auch die Größe der Reflexzeit bei beiden Reizungsweisen nur innerhalb solcher Grenzen schwanken sah, in denen sie auch bei Reizung derselben Nervenstelle zu schwanken pflegt. Auch Moore und Reynolds fanden, daß der Zeitunterschied bei beiden Reizungsweisen nur der Länge der Nervenstrecke entspricht[1]).

Aus den vorliegenden Erfahrungen muß demgemäß der Schluß gezogen werden, daß die zentripetale Erregung, um durch ein Spinalganglion oder ein homologes Kopfnervenganglion das Zentrum zu erreichen, die Nervenzellen des Ganglions nicht durchsetzt oder wenigstens nicht zu durchsetzen braucht. Möglich ist ja auch, daß unter normalen Bedingungen die Erregung an der Teilungszelle zwar unmittelbar vom distalen zum proximalen Aste des Nervenfortsatzes übergeht, daß aber doch die Nervenzelle, indem sie dabei einen geringen Erregungsanteil empfängt, nach dem Ausdruck von Gad gewissermaßen einen Wegzoll erhebt.

Es ist indessen zu beachten, daß auf ontogenetisch und phylogenetisch tieferen Stufen die Spinalganglienzellen bipolar sind, bei den Fischen während des ganzen Lebens, aber bei allen Wirbeltieren in gewissen Stadien der embryonalen Entwickelung. Hier ist also eine Leitung mit Umgehung der Nervenzellen nicht möglich. In dem bleibenden Zustande der höheren Vertebraten, in welchem die Unipolarisation der Zellen (v. Lenhossék) erfolgt ist, haben wir vermutlich eine Differenzierung zu sehen, vermittelst deren der Erregung der Weg durch die Zelle erspart wird, ohne daß dabei deren trophischer Einfluß auf die ihr entstammende Faser beeinträchtigt wird.

Alle Betrachtungen über Relaisfunktionen u. ä. der Intervertebralganglien sind gegenstandslos, wenn der Erregungsweg überhaupt nicht durch ihre Zellen führt. Der trophische Einfluß der Spinalganglien auf die sensiblen Fasern ist das einzige, was von ihrer Bedeutung bekannt ist. (S. darüber S. 300.)

---

[1]) W. Wundt, Unters. z. Mechanik der Nerven und Nervenzentren **2**, 45 u. 104, Stuttgart 1876; Sigm. Exner, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 567; J. Gad u. M. Joseph, ebenda 1889, S. 199; O. Langendorff, Sitzungsber. d. Naturforschenden Ges. zu Rostock 1898, Nr. 5; H. Diederichs, Zur Kenntnis der Reizleitung in den Cerebrospinalganglien. Diss., Rostock 1900; E. Steinach, Pflügers Arch. **78**, 291, 1899; B. Moore u. H. W. Reynolds, Zentralbl. f. Physiol. **12**, 501, 1898; J. P. Morat, Arch. de physiol. **10** (5), 278, 1899.

II. Das Rückenmarkssegment.

Entsprechend den aus ihm hervorgehenden Wurzelpaaren kann man sich, wie bemerkt, das Rückenmark in Segmente zerlegt denken, deren jedes also einen Markabschnitt darstellt, der durch die aus ihm hervorgehenden Empfindungs- und Bewegungsnerven zu bestimmten Hautregionen und Muskeln in Beziehung steht. Die Kenntnis der segmentalen Verteilung der Spinalwurzeln ist von hohem praktischen Interesse, und es ist daher viel Arbeit darauf verwandt worden, hier möglichste Klarheit zu schaffen.

Auf experimentellem Wege ist dies nur beim Tiere möglich.

Hier verdanken wir die ersten Untersuchungen Eckhard, der, um beim Frosche die Verteilung der Vorderwurzeln kennen zu lernen, sie einzeln reizte und zur Feststellung der sensiblen Verbreitungsgebiete alle Hinterwurzeln eines Körperabschnittes bis auf eine durchschnitt und dann den empfindlich gebliebenen Hautbezirk aufsuchte. Weitere Angaben machten für das Kaninchen Peyer und Krause, von denen der letztere sich ebenso wie Meyer der Wallerschen Degenerationsmethode bediente. Ferner ist Koschewnikoff zu nennen, der wie Eckhard am Frosch experimentierte. Von ganz besonderer Bedeutung waren die von Türck angestellten, erst nach seinem Tode veröffentlichten Untersuchungen am Hunde. Aus der neuesten Zeit stammen die ausgezeichneten Arbeiten von Sherrington über die Verteilung der Vorder- und Hinterwurzeln bei der Katze und beim Affen (Macacus).

Um beim Menschen ähnliche Feststellungen zu machen, ist man zumeist auf die Statistik der traumatischen Rückenmarkserkrankungen angewiesen. Auf Grund des vorliegenden klinischen Materiales sind Innervationsschemata von Allen Starr, Thorburn, Head und besonders von Kocher entworfen worden, zu denen sich neuerdings die von Wichmann und von Seiffer mitgeteilten gesellen[1]).

Die wichtigsten Ergebnisse dieser mühevollen Untersuchungen sind folgende:

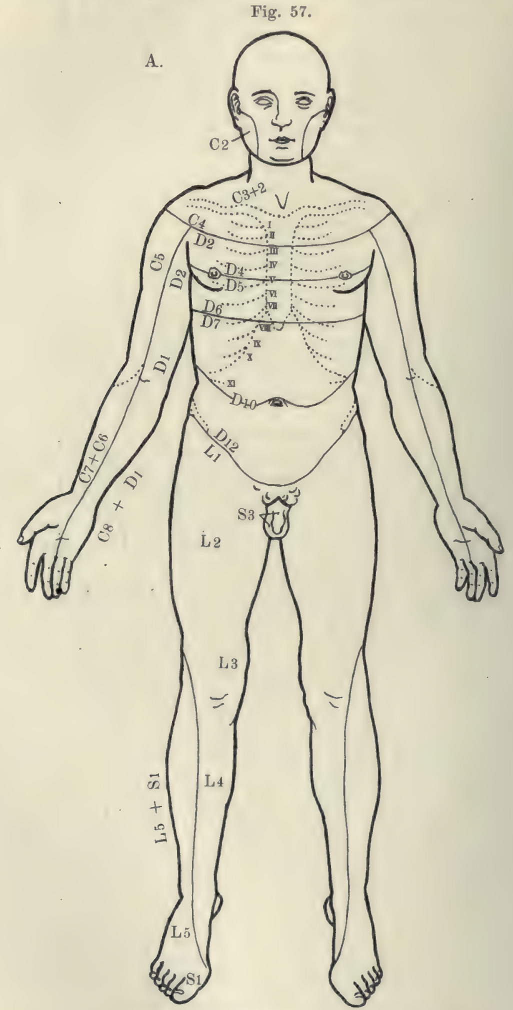
Was die sensible Segmentalinnervation der Haut anlangt, so lehrt der Tierversuch, daß jede Hinterwurzel ein zusammenhängendes Hautgebiet versorgt, auch dann, wenn sie in den Geflechten sich mehrfach verzweigt und verschiedenartige Anschlüsse findet. Es besteht indessen keine scharfe Abgrenzung der den verschiedenen Rückenmarkssegmenten angehörenden Hautpartien voneinander. Vielmehr greifen die Gebiete benachbarter Segmente derartig ineinander über, daß jeder größere Hautbezirk mindestens von zwei oder drei Wurzeln zugleich versorgt wird. Doch lassen sich den einzelnen Segmenten entsprechende „Kerngebiete" (Kocher) ermitteln, die den mittleren Teilen eines sensiblen Feldes nach Abzug der übergreifenden Nachbarfelder entsprechen. Die gegenseitige Überdeckung der einzelnen Innervationsbezirke erklärt die Tatsache, daß nach Durchschneidung einer einzelnen Hinterwurzel ein Sensibilitätsausfall meist gar nicht zu ermitteln ist.

---

[1]) Die ältere Literatur bei S. Mayer, Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (1), 229 f.; C. S. Sherrington, Philos. Transact. Roy Soc. London **184** B, 641, 1893 u. **190**, 1898 (abgedruckt in The Thompson Yates Laboratories Reports **1**, 46, 1900); ferner in E. A. Schäfers Textbook of Physiology **2**, 880, 1900; Th. Kocher, Mitt. aus d. Grenzgebieten d. Medizin und Chirurgie **1**, Heft 4, 415 bis 660, 1896; R. Wichmann, Die Rückenmarksnerven und ihre Segmentbezüge, Berlin 1900 (mit ausführlichem Literaturverzeichnis); W. Seiffer, Arch. f. Psychiatrie **34**, Heft 2, 1901. Über die weiteren klinischen Untersucher s. Sherrington, a. a. O. 1893, S. 648.

An den Extremitäten greifen die einzelnen Segmentgebiete weit stärker ineinander über als am Rumpfe. Türck hatte daher der Hals- und Rumpf-

Fig. 57.

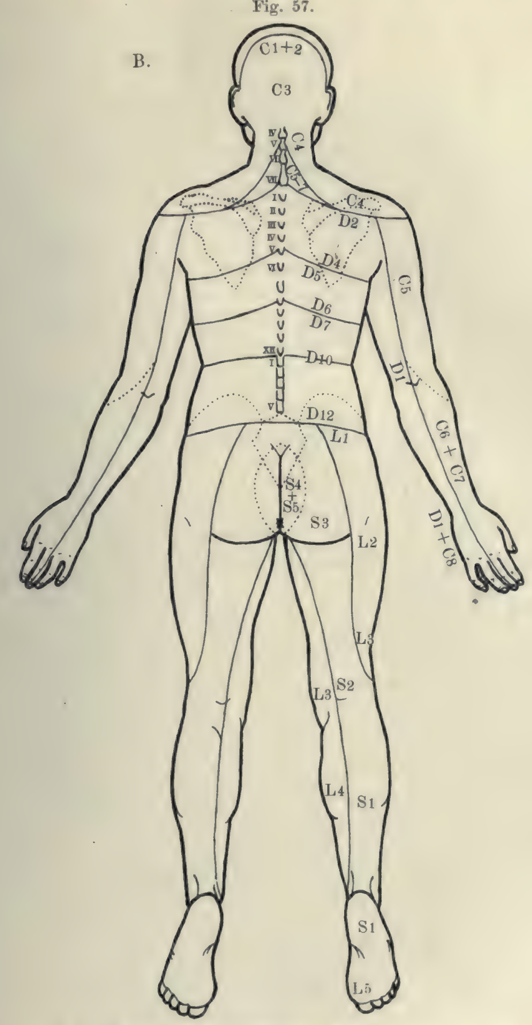


Spinales Sensibilitätsschema. Nach Seiffer.

haut „ausschließende", d. h. nur von je einer Wurzel versorgte Bezirke zugeschrieben, während er für die Haut der Extremitäten neben solchen auch

„gemeinschaftliche“ Gebiete annahm. Indessen findet eine Überdeckung der Wurzelbezirke auch in der Rumpfhaut statt.

Fig. 57.



Spinales Sensibilitätsschema. Nach Seiffer.

Die an Katzen und besonders auch an Affen erhaltenen Ergebnisse Sherringtons haben sich im wesentlichen auch für den Menschen bestätigen

lassen. Versucht man hier auf Grund der Erfahrungen über totale Querschnittsläsionen des Rückenmarkes die den einzelnen Segmenten entsprechenden Hautfelder zu ermitteln, so ist dies, wie Kocher richtig bemerkt, nicht mit der Genauigkeit möglich, die sich beim Tierversuch erreichen läßt, und die Zunahme des Erfahrungsmaterials wird noch lange zu Korrekturen der entworfenen Schemata nötigen. Hier sei in Fig. 57 (A und B) eine Sensibilitätstafel mitgeteilt, die nach dem Vorgange von Kocher u. a. neuerdings von Seiffer zum Zwecke praktischer Verwendung entworfen worden ist und ein sehr anschauliches Bild von der segmentalen Versorgung der Haut gibt.

Der plurisegmentalen Innervation der einzelnen Hautgebiete entspricht eine ähnliche Versorgungsweise der Muskeln mit motorischen Fasern. Fast jeder Muskel erhält, wie schon Eckhard beim Frosch gefunden hatte und Sherrington auch für den Affen feststellte, seine Innervation von mehreren einander benachbarten Vorderwurzeln und damit von verschiedenen Rückenmarkssegmenten. Andererseits ist jede vordere Spinalwurzel an der Versorgung mehrerer Muskeln beteiligt, so daß durch Durchschneidung einer Vorderwurzel eine Anzahl Muskeln, jeder derselben aber nur teilweise gelähmt wird.

Die von einem und demselben Segment versorgten Wurzeln sind indessen nicht etwa, wie vielfach behauptet worden ist, solche, die zueinander in einem bestimmten funktionellen Verhältnis stehen, durch deren Zusammenwirken koordinierte, für die Erreichung bestimmter Bewegungszwecke geeignete Wirkungen erzeugt werden [1]), sondern sie besitzen oft antagonistische Funktionen und liegen nicht selten so weit voneinander entfernt, daß ihre gemeinschaftliche Tätigkeit nicht in Frage kommen kann. Es hätte ja viel Verlockendes, anzunehmen, daß den mannigfaltigen Kombinationen, in denen die Muskeln synergisch tätig werden können, eine anatomische Anordnung in der ersten zentralen Projektion (Gad) zugrunde liege, derart, daß jeder Muskel mit dem einen Teile seiner Elemente zu der einen, mit einem anderen zu einer anderen Funktionsgruppe gehörte. Indessen ist, wie Sherrington bemerkt, ein solches Verhältnis schon deshalb unwahrscheinlich, weil von einzelnen Wurzeln oft nur so geringe Anteile mancher Muskeln versorgt werden, daß diese für eine funktionelle Mitwirkung nicht in Betracht kommen können.

Offenbar hat daher die plurisegmentale Innervation der Muskeln weniger eine funktionelle, als eine morphologische Bedeutung; sie ist ein Überbleibsel der embryonalen Metamerie, der ursprünglichen Zugehörigkeit der Muskelsegmente (Myotome) zu den einzelnen Urwirbeln und den ihnen entsprechenden Segmenten des Medullarrohres, den Neurotomen.

Für die ärztliche Praxis ist die Kenntnis derjenigen Muskeln, die von jeder Vorderwurzel versorgt werden, von nicht geringer Bedeutung. Auf

---

[1]) D. Ferrier u. F. Yeo, Proc. Roy. Soc. **32**, 12, 1881; J. Gad, Festschr. zur Feier des 300jähr. Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg, Leipzig 1882. Nach Ferrier und Yeo sollen der Reizung der verschiedenen Vorderwurzeln beim Affen folgende Bewegungen entsprechen:

I D. Bewegung der Hand wie beim Pflücken einer Frucht,
VI C. Arm dem Munde genähert,
VII C. Bewegung, als wenn das Tier seinen Körper mit der Hand aufrichten wollte,
VIII C. Kratzen in der Gesäßgegend.

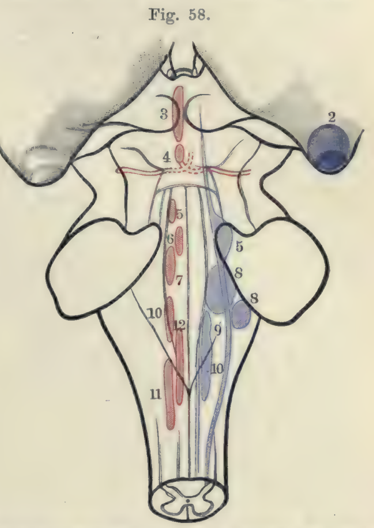
Offenbar hat es sich bei diesen Versuchen um Reflexe gehandelt.

Grund der klinischen Erfahrung sind daher auch hierfür Innervationsschemata entworfen worden. Ich verweise in dieser Beziehung auf die von Kocher und von Wichmann mitgeteilten Tafeln und besonders auf die tabellarische Übersicht, die unter Benutzung des neuesten Beobachtungsmaterials von Edinger gegeben worden ist[1]).

III. Übersicht über die Verrichtungen der Gehirnnerven.

Mit Ausnahme des ersten und des zweiten Paares entspringen alle Gehirnnerven aus dem Kopfmark oder diesem benachbarten Teilen. Insbesondere muß der graue Boden des vierten Ventrikels und seine unterhalb des Aquäduktes gelegene Fortsetzung als das Kerngebiet der Kopfnerven angesehen werden (Fig. 58).

Fig. 58.



Nervenkerne des Kopfmarkes; die motorischen rot, die sensiblen blau. Nach Toldt. Die Zahlen entsprechen der anatomischen Reihenfolge der Gehirnnerven.

Sehen wir von den beiden vordersten Paaren, dem *N. opticus* und *N. olfactorius*, ab, so tritt bei den übrigen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Ursprungsverhältnissen der Spinalnerven zutage. Die Fasern aller motorischen Nervenwurzeln entspringen nämlich als Neuriten der als Nervenkerne bezeichneten Ganglienzellengruppen, während die sensiblen die ihnen zugehörigen Nervenzellen in den Kopfnervenganglien haben, die sie passieren. Die motorischen Nervenkerne enthalten somit die Anfänge der motorischen Neurone erster Ordnung, während die sog. sensiblen Kerne aus Nervenzellen bestehen, die bereits Neuronen zweiter Ordnung angehören. Die rein sensiblen Hirnnerven gleichen somit spinalen Hinterwurzeln, die motorischen spinalen Vorderwurzeln und die den ersteren zugehörigen Ganglien (Semilunarganglion des Trigeminus, *Ganglion petrosum* des Glossopharyngeus, *Ganglion jugulare vagi* usw.) den Intervertebralganglien. Manche Hirnnerven, wie z. B. der Trigeminus, entspringen geradezu mit einer vorderen motorischen und einer hinteren, das Ganglion durchsetzenden sensiblen Wurzel (Fig. 59 a. f. S.).

Dementsprechend unterscheidet man auch einen motorischen und einen sensiblen Kern des Trigeminus, Glossopharyngeus und Vagus. Den *N. intermedius* fassen viele als sensible Wurzel des Facialis auf, deren Ursprungszellen im *Ganglion geniculi* liegen.

---

[1]) Kocher, a. a. O.; Wichmann, a. a. O.; L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane usw. **1**, 93, 7. Aufl., 1904.

I. Die spezifischen Sinnesnerven **(1., 2. und 8. Hirnnerv):** *N. olfactorius* (Riechnerv), *N. opticus* (Sehnerv), *N. acusticus* (Hörnerv, *N. octavus*, Ewald, *N. vestibularis* und *cochlearis*) werden mit ihren wichtigsten Beziehungen an anderen Stellen behandelt. Nur in betreff des Opticus sei hier erwähnt, daß manche ihm außer den eigentlichen Sehfasern noch Reflexfasern zuschreiben, die den Pupillarreflex vermitteln sollen, und daß ferner in ihm nach Engelmann auch zentrifugale Elemente enthalten sind, die, direkt oder auf reflektorischem Wege erregt, Bewegungserscheinungen an den Netzhautzapfen und am Pigmentepithel hervorrufen.

II. **Der 3., 4. und 6. Hirnnerv:** *N. oculomotorius, N. trochlearis, N. abducens* [1]), sind die Bewegungsnerven des Auges. Der Oculomotorius innerviert den *Rectus sup., inf., medialis, Obliquus inf.* und den *Levator palpebrae superioris.* Ferner treten Fasern dieses Nerven zum *Ganglion ciliare* und versehen auf diesem Wege die (beim Menschen und den Säugetieren) aus glatten Fasern bestehenden Binnenmuskeln des Auges, den *Sphincter iridis* und *Ciliaris.* Der Ciliarknoten muß als ein sympathisches Ganglion aufgefaßt werden, dessen Nervenzellen in den Weg der Pupillenverengerungs- und Accommodationsfasern eingeschaltet sind. An dem frühen Absterben dieser Zellen liegt es, wenn nach dem Tode die Möglichkeit, durch Reizung des *N. oculomotorius* die Pupille zu verengern, so bald erlischt. Die postcellulären Fasern bleiben noch lange nach dem Tode erregbar. Dem Oculomotorius sind auch sensible Elemente zugeschrieben worden (Adamük), doch fehlen darüber neuere Erfahrungen. Vollständige Lähmung des Oculomotorius bewirkt außer einer erheblichen Einschränkung in der Beweglichkeit des Bulbus, Abduktion und geringe Protusion desselben (weil die Recti als Retraktoren wirken), ferner Herabsinken des Oberlides (Ptosis), Erweiterung der Pupille und Unfähigkeit derselben, auf Lichteinfall zu reagieren, endlich dauernde Einstellung des Auges auf die Ferne (Accommodationslähmung).

Fig. 59.



Kerne und Wurzeln der Hirnnerven. Seitliche Ansicht des Kopfmarkes. Die motorischen Kerne und Nerven rot, die sensiblen blau. Nach Toldt. Die Zahlen haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 58.

Der *N. trochlearis* versorgt den *M. obliquus sup.*, der *N. abducens* den *Rectus lateralis;* aus dem Ausfall dieser Funktionen ergeben sich die Störungen, die bei Lähmung der betreffenden Nerven beobachtet werden.

---

[1]) C. Eckhard, Geschichte der Physiologie der motorischen Nerven des Auges. Beitr. z. Anat. u. Physiol. **11**, 115, 1885; O. Langendorff, Pflügers Archiv **56**, 522, 1894.

III. **Der 5. Gehirnnerv:** *N. trigeminus*[1]). Die stärkere Portion der Trigeminuswurzel, an deren Bildung sich außer den im sensiblen Trigeminuskern endenden Fasern auch die aufsteigende Trigeminuswurzel beteiligt, vereinigt sich, nachdem sie das Gassersche Ganglion passiert hat, mit der schwächeren, die ihren Ursprung aus dem motorischen Trigeminuskern und aus der vom Mittelhirn herabsteigenden Wurzel herleitet (siehe Fig. 59). Die *Portio major* führt dem gemeinsamen Stamme die sensiblen, die *Portio minor* die motorischen Elemente zu. Die sensiblen Leistungen sind die überwiegenden. Der Trigeminus versorgt nämlich mit Empfindungsfasern die Haut des Gesichtes und einen Teil der behaarten Kopfhaut, größtenteils ferner die Schleimhaut der Nase (*Regio respiratoria*) und des Mundes, die Zähne, das Auge usw. Reizungen in diesen Verästelungsgebieten geben zu den mannigfaltigsten reflektorischen Bewegungen, Sekretionen und Hemmungen Anlaß (Lidschluß und Tränenabsonderung bei Berührung des Auges, Speichelsekretion bei Reizung der Zungenschleimhaut, Hemmung der Atembewegungen, Glottisverschluß, Verlangsamung des Herzschlages bei gewissen Reizungen der Nasenschleimhaut u. a. m.).

Mit Bewegungsnerven versorgt der Trigeminus durch seinen *Ramus masticatorius* die Kaumuskulatur, ferner den für den Schluckakt wichtigen *M. mylohyoidus*, den *Tensor veli palatini* und den *Tensor tympani*, der deshalb beim Kauen leicht in Mitbewegung gerät.

In betreff seiner vielleicht originären Beziehungen zum Geruch und zum Geschmack muß auf die diese Funktionen behandelnden Abschnitte dieses Handbuches verwiesen werden; ebenso ist bezüglich seiner sekretorischen Beziehungen zur Tränendrüse, zu den Schweißdrüsen und der ihm nur durch die Aufnahme fremder Nervenfasern vermittelten Bedeutung für die Speichelabsonderung auf die einschlägigen Kapitel hinzuweisen.

Inwieweit die im Trigeminus verlaufenden Vasodilatatoren (für Nasen- und Mundschleimhaut) ihm ursprünglich eigentümlich sind, dürfte noch nicht ganz entschieden sein; wahrscheinlich stammen sie ganz oder teilweise aus dem Sympathicus, und jedenfalls erhält der *Ramus lingualis* seine gefäßerweiternden Fasern für den vorderen Teil der Zunge und die unteren Speicheldrüsen von der *Chorda tympani*. Auf der Anwesenheit dieser Fasern im Zungenaste beruht wahrscheinlich das scheinbare Motorischwerden desselben nach Durchschneidung des Bewegungsnerven der Zunge, des *N. hypoglossus*. Philippeaux und Vulpian hatten gefunden, daß einige Tage nach der Hypoglossusdurchschneidung Reizung des peripheren Stumpfes des durchschnittenen Lingualis, also des sensiblen Zungennerven, Bewegungen der Zungenmuskulatur hervorruft. Heidenhain hat aber nachgewiesen, daß diese Kontraktionen nur eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den durch Hypoglossusreizung zu erzielenden besitzen, und die Angabe Vulpians bestätigt, daß ihr Eintritt an das Vorhandensein zentrifugaler Fasern im *N. lingualis* gebunden ist. Es ist zu vermuten, daß dieses die gefäßerweiternden sind und daß unter dem Einfluß des durch deren Reizung verstärkten Blutstromes die im Absterben begriffenen Endigungen des *N. hypoglossus* oder auch die durch den Verlust ihrer Innervation empfindlicher gewordenen Muskelfasern in Erregung geraten. Mit Heidenhain, der übrigens lieber eine Reizung lymphosekretorischer Fasern hat annehmen wollen, kann man diese Erscheinung als pseudomotorische bezeichnen[2]).

Die pupillenerweiternden Elemente, die man dem Trigeminus zugeschrieben hat, gehören lediglich dem Sympathicus an.

Was die pupillenverengernden Fasern anlangt, die in ihm verlaufen sollen, so dürfte jetzt diese oft erörterte Angelegenheit nahezu geklärt sein. Die alte Beobachtung von Magendie, daß intracranielle Durchschneidung des Trigeminus beim Kaninchen eine starke Pupillenverengerung bewirkt, kann wohl jeder Physiologe aus eigener Erfahrung bestätigen, ebenso die von Longet u. a.

---

[1]) C. Eckhard, Geschichte des *N. trigeminus*, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **12**, 111, 1888. — [2]) Philippeaux et Vulpian, Compt. rend. Acad. des Sciences **56**, 1009, 1863; A. Vulpian, ebenda **66**, 146, 1873; E. Bleuler und K. Lehmann, Pflügers Arch. **20**, 354, 1879; R. Heidenhain, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, Suppl., S. 133

herrührende Bemerkung, daß die Pupille später wieder weiter wird und auf Licht reagiert. Danach ist es zweifellos, daß es sich um eine Reizerscheinung handelt. Die Frage, ob diese direkt oder auf reflektorischem Wege (Budge) zustande kommt, ist durch die Reizversuche von Grünhagen und von Eckhard, bei denen Reflexe auf den *N. oculomotorius* ausgeschlossen waren, zugunsten einer direkten zentrifugalen Wirkung des Nerven auf die Iris entschieden. Nach den Befunden Eckhards lassen sich derartig wirksame Fasern in der aufsteigenden Quintuswurzel bis hinab zum zweiten Halswirbel nachweisen. Bis jetzt hat man aber solche Wirkungen des Trigeminus nur beim Kaninchen gesehen, bei Katzen dagegen vermißt. Ob daher diese Ergebnisse geeignet sind, die „spinale Miosis" des Menschen verständlich zu machen, ist fraglich. Krause fand hier nach Fortnahme des *Ganglion Gasseri* die Pupille in einem Falle genau ebenso weit wie die der anderen Seite, in zwei anderen Fällen dagegen weiter[1]).

Die experimentelle Durchschneidung des Trigeminus wird beim Kaninchen in der Regel intracraniell nach dem von Magendie angegebenen Verfahren geübt[2]). Nach ihrer Ausführung tritt Anästhesie aller vom Trigeminus mit Empfindungsfasern versorgten Gebiete ein. Ferner sind natürlich die Kaumuskeln gelähmt. Der Tonusverlust und die Bewegungsstörungen im Gebiete der mimischen Gesichtsmuskulatur (Ch. Bell u. a.) sind lediglich auf den Sensibilitätsausfall zurückzuführen. Über die danach eintretenden Ernährungsstörungen am Auge und an anderen Teilen, die man auf die Existenz trophischer Nervenfasern hat zurückführen wollen, vgl. S. 304.

Die durch Krankheiten bedingten Fälle von Quintuslähmung, besonders aber die neuerdings öfters geübte operative Entfernung des *Ganglion Gasseri* geben Gelegenheit, auch am Menschen die Folgen des Ausfalls der Trigeminusfunktion zu studieren. In betreff der Folgen dieses Eingriffs sei besonders auf die einschlägigen Mitteilungen von F. Krause[3]) hingewiesen. Aus ihnen ist hervorzuheben, daß die Tränenabsonderung zwar vermindert, aber nicht aufgehoben wird und daß trophische Veränderungen weder am Auge noch an anderen Stellen einzutreten brauchen.

IV. **Der 7. Gehirnnerv,** *N. facialis.* Der Facialis ist ein im wesentlichen motorischer Nerv. Die in seinem Verlaufe, schon an seiner Austrittsstelle aus dem *Foramen stylomastoideum,* nachweisbare Empfindlichkeit entlehnt er dem Trigeminus und dem *R. auricularis vagi;* die sensorischen Fasern (Geschmacksfasern), die in seinem Paukenhöhlenaste, der *Chorda tympani,* verlaufen und mit dem *N. lingualis* die vorderen Abschnitte der Zunge erreichen, werden vom Trigeminus oder vom Glossopharyngeus oder vom *N. intermedius* abgeleitet. Die ebenfalls durch die Chorda vermittelten sekretorischen Beziehungen des Facialis zur Unterkiefer- und Unterzungendrüse, die an anderer Stelle erörtert werden, seien hier nur erwähnt. Es dürfte sicher sein, daß der Facialis die entsprechenden Fasern schon an seinem Ursprunge besitzt. Auch für die Tränendrüse führt er sekretorische Fasern.

Seine motorischen Wirkungen beziehen sich vor allem auf die mimische Gesichtsmuskulatur. Die Erscheinungen der Facialislähmung treten daher besonders prägnant beim Menschen hervor, dessen Gesichtsausdruck weit modulationsfähiger ist als der der meisten Tiere. Bei einseitiger Lähmung erscheint das Gesicht wegen des Überwiegens der noch innervierten Muskeln der anderen Gesichtshälfte nach der gesunden Seite hin verzogen. Bei längerer Dauer der Lähmung kann indessen durch Kontraktur der gelähmten Muskeln das Bild sich umkehren.

Wenn man einem jungen Kaninchen den *N. facialis* ausreißt, so bildet sich allmählich nach den von Schauta gemachten Beobachtungen eine starke Verziehung

---

[1]) Die ältere Literatur bei C. Eckhard, a. a. O., S. 133; A. Grünhagen, Lehrb. d. Physiol., 7. Aufl., **3**, 121, 1887; C. Eckhard, Zentralbl. f. Physiol. **6**, 129, 1892; F. Krause, s. u. — [2]) Cl. Bernard, Leçons sur le système nerveux **2**, 48, 1858. Beim Frosch ist der *N. trigeminus* leicht von der Mundhöhle aus zu durchschneiden. — [3]) F. Krause, Die Neurologie des Trigeminus, Leipzig 1896, u. Münch. med. Wochenschr. 1895, Nr. 25 ff.

der Mundspalte und der ganzen Schnauze nach der gelähmten Seite hin aus[1]). Nach längerer Zeit findet man, daß auch das Knochengerüst des Kopfes sich an der Verschiebung beteiligt: der Schädel ist nach der gelähmten Seite hin gewissermaßen verbogen. Nach Schauta und Brücke hängt dies mit dem gehemmten Wachstum der paralytischen Muskeln und dem dadurch verursachten stärkeren Zuge auf die darunter liegenden Knochen zusammen. Vielleicht liegt der Gesichtsverzerrung eine aktive Kontraktur der gelähmten Muskeln zugrunde. In einer bisher nicht veröffentlichten Untersuchungsreihe habe ich gefunden, daß die Verziehung der Weichteile des Gesichtes nach der kranken Seite sich bereits wenige Tage nach der Ausreißung der Facialis zu zeigen beginnt und im Laufe von Monaten und Jahren sich zu ganz ungeheuerlichen, auch am tief betäubten und am toten Tiere nachweisbaren Verzerrungen ausbildet.

Bei Hunden treten im Gebiete der gelähmten Muskulatur außer den auch bei Kaninchen wahrnehmbaren fibrillären später sehr lebhafte fasciculäre Zuckungen auf, die, wie Schiff gefunden hat, insofern vom Trigeminus abhängig sind, als sie durch Durchschneidung desselben aufgehoben, durch Reizung verstärkt werden[2]). Ganz klar sind diese Beziehungen nicht, doch ist nicht unwahrscheinlich, daß es sich hier ähnlich wie bei der Zunge um pseudomotorische Wirkungen (siehe oben) handelt.

Zu den bei der Facialislähmung beteiligten Muskeln gehört auch der Schließmuskel des Auges *(M. orbicularis)*. Die abnorm weite Öffnung der Lidspalte (Lagophthalmos), die Unvollständigkeit des Augenverschlusses, der Mangel des Lidreflexes können zu Augenentzündungen und Tränenträufeln führen. Doch lernen Kaninchen bald, durch reflektorische Innervierung des *Retractor bulbi* und durch die Nickhaut ihr Auge vor traumatischen Einflüssen zu schützen.

Durch seine Beziehungen zu den Muskeln der Nase und des Mundes ist der Facialis der motorische Nerv für die Kopfatmung. Nach seiner Durchschneidung hören die Atembewegungen der Nasenflügel auf. Cl. Bernard sah nach beiderseitiger Facialisdurchschneidung ein Pferd an Erstickung zugrunde gehen; doch bildet sich wohl nur ausnahmsweise ein die Atmung behindernder Ventilverschluß durch die gelähmten Nasenflügel aus; Ellenberger fand, daß beim Pferde die beiderseitige Lähmung der Gesichtsnerven meistens nicht von üblen Folgen begleitet ist[3]).

Die Beziehungen des Facialis zur Muskulatur des weichen Gaumens (*Levator veli* und *Musculus uvulae*) sind ganz unsicher. Die auf direkten Reizungsversuchen beruhenden Angaben darüber sind spärlich und z. T. widersprechend, und die Richtigkeit der in diesem Sinne gedeuteten klinischen Erfahrungen wird bezweifelt. Man nimmt an, daß die betreffenden Fasern sich im *Ganglion geniculi* vom Facialis ablösen und durch den *N. petrosus superficialis major* zum *Ganglion sphenopalatinum* und von da zum Gaumen gehen. Jedenfalls empfangen aber die genannten Muskeln auch motorische Fasern vom *Vago-Accessorius*.

Unter den übrigen vom Facialis innervierten Muskeln ist der *M. stapedius* zu nennen. Auf seinen Ausfall wollen manche die bei Facialislähmung zuweilen beobachtete Steigerung der Empfindlichkeit gegen Schalleindrücke *(Hyperakusis Willisiana)* zurückführen. Es fragt sich aber, ob nicht in solchen Fällen der dem Facialis benachbarte Stamm des *N. acusticus* beteiligt und auf ihn die Gehörstörung zurückzuführen ist.

V. **Der 9., 10. und 11. Gehirnnerv** bilden an ihrem Ursprung eine zusammenhängende Gruppe, deren einzelne Glieder voneinander zu trennen wenig physiologisches Interesse bietet. Glossopharyngeus und Vagus entstehen sowohl in ihren motorischen als in ihren sensiblen Anteilen aus denselben Kernen (dorsaler Vagus-Glossopharyngeuskern, Solitärbündel und *Nucleus ambiguus*), und der allein als Hirnnerv zu deutende cerebrale Anteil des *N. accessorius (Accessorius vagi)*,

---

[1]) Schauta, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 65, 105; E. Brücke, Vorlesungen über Physiologie 2, 87, Wien 1873. — [2]) M. Schiff, Zentralbl. f. Physiol. 1892, Heft 2 u. 3. — [3]) M. Sußdorf in Ellenbergers Vergleich. Physiol. d. Haussäugetiere 1, 607, 1890.

dessen Kerngebiet sich von dem des motorischen Vagus kaum trennen läßt, verläuft nur eine kurze Strecke mit der spinalen Portion des Nerven vereinigt, um sich bald unauflösbar mit dem Vagus zu verbinden. Die Resultate der langjährigen mühevollen Bestrebungen, aus den gemeinsamen Leistungen des Vago-Accessorius den jedem der beiden Nerven zukommenden Anteil zu sondern, haben die Ansicht derjenigen nicht bestätigt, die im Vagus einen lediglich aus zentripetalen Fasern zusammengesetzten Nerven zu erblicken glaubten, zu dem sich der hinzutretende Accessoriusast wie eine vordere motorische Spinalnervenwurzel verhalten sollte. Jetzt weiß man vielmehr, daß die Vaguswurzel bereits vor dem Eintritt des 11. Hirnnerven motorische Fasern enthält, und ob der Accessorius nur aus solchen besteht, ist zweifelhaft [1]).

Am ehesten läßt sich eine Sonderung des *N. glossopharyngeus* durchführen. Seine hervortretendste Eigenschaft ist die eines sensorischen Nerven. Er führt Geschmacksfasern für den hinteren Teil der Zunge und andere mit Schmeckfähigkeit ausgestattete Gebiete und ist überhaupt vielleicht der einzige Geschmacksnerv. Wahrscheinlich leiten sich nämlich die mit demselben Vermögen ausgestatteten Chordafasern, die mit dem *N. lingualis* zum vorderen Teil der Zunge gehen, aus dem *N. intermedius* her, der allem Anscheine nach aus dem Glossopharyngeuskern stammt. Der Trigeminus scheint nicht immer ursprünglich mit gustatorischen Elementen ausgestattet zu sein.

Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß der 9. Hirnnerv auch andere zentripetale Fasern enthält. Von seiner Endausbreitung in der Zungenwurzel, den hinteren Gaumenbögen und der Pharynxwand lassen sich reflektorische Würg- und Brechbewegungen auslösen; Reizung seines Stammes hemmt, wie Kronecker und Meltzer nachgewiesen haben, die Schluckbewegung und bringt nach Marckwald die Atmung in derjenigen Phase, in der sie sich gerade beim Wirksamwerden des Reizes befand, zum Stillstand [2]). Auch die Schleimhaut der Paukenhöhle und der *Tuba Eustachii* verdanken dem Glossopharyngeus ihre Empfindlichkeit.

Über die Frage, ob dieser Nerv auch motorische Fasern führe, ist viel gestritten worden. Joh. Müller behauptete dies aus anatomischen Gründen, und die Reizungsversuche Volkmanns u. a. an den Wurzelbündeln ergaben, daß in der Tat der *Constrictor pharyngis medius* und der *Stylopharyngeus* von ihm versorgt werden, während Longet bei ähnlichen Versuchen verneinende Ergebnisse erhielt [3]).

Sekretorische Fasern führt der Glossopharyngeusstamm für die Parotis, gefäßerweiternde für das hintere Drittel der Zunge, die vorderen Gaumenbögen und die Mandeln.

1. Leistungen des Vago-Accessorius.

Die Wirkungen des *N. vagus* oder genauer des *N. vago-accessorius* erstrecken sich auf drei große Gebiete des vegetativen Lebens, auf das Zirkulationssystem, auf die Atmung und auf den Verdauungsapparat.

a) Zirkulationsapparat.

Der Vagus ist der wichtigste Regulator des Herzschlages. Durch zentrifugale in ihm enthaltene Fasern beeinflußt er die Tätigkeit des Herzens nach den verschiedensten Richtungen. Nach Engelmann würden beim Frosche mindestens acht verschiedene Wirkungen des Vagus zu unterscheiden sein, nämlich chronotrope, inotrope, dromotrope und bathmotrope, deren jede im positiven oder negativen

---

[1]) Die neuesten Bearbeiter dieser Frage, Großmann und Kreidl, geben für die in Rede stehende Wurzelgruppe die Einteilung der Anatomen ganz auf und unterscheiden drei Bündel, ein oberes, mittleres und unteres. Wir kommen auf die Bedeutung derselben unten zurück. — [2]) H. Kronecker und S. Meltzer, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, Suppl.; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. **23**, 89, 1887. — [3]) F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) **2**, 181 ff., 1849. Nach Kreidl sollen beim Affen alle Schlundschnürer vom Vagus innerviert werden.

Sinne sich auf die Schlagzahl, die Schlagstärke, die Leitfähigkeit und Anspruchsfähigkeit des Herzmuskels geltend machen könnte. Beim Warmblüter ist die augenfälligste unter diesen Wirkungen die negativ-chronotrope. Die lange bekannte Beschleunigung des Herzschlages bei Durchschneidung der Vagi, die Verlangsamung und der diastolische Stillstand, den ihre Reizung verursacht, gehören in diese Kategorie.

Nach den Untersuchungen von Porter und besonders von Maaß führt der Vagus auch Vasomotoren (Verengerer) für die Kranzgefäße des Herzens.

Reizung des als *N. depressor* bezeichneten zentripetalen Vagusastes wirkt herabsetzend auf den arteriellen Blutdruck und vermag wie auch diejenige anderer Vagusäste reflektorisch die herzhemmenden Vagusfasern zu erregen. Dieser Nerv kann, da er durch Steigerung des Füllungsdruckes im Aortenbogen erregt wird (Köster und Tschermak), die Gefahren einer allzu starken Spannung im Gefäßsystem abwenden.

b) Atmungsapparat.

Vor allem tritt der Vagus hier durch seine in den Lungen endenden afferenten Fasern als wichtiger Regulationsnerv für die Atembewegungen auf, die von diesen Elementen im hemmenden und im erregenden Sinne beeinflußt werden. Dies tritt zunächst bei der Durchschneidung der Vagi hervor, infolge deren die Atmung angestrengter, langsamer und tiefer wird; ferner bei künstlicher Reizung seines proximalen Stumpfes, durch die Frequenz und Tiefe der Atmung in mannigfaltigster Weise verändert, tonische Zusammenziehung oder völlige Erschlaffung der Inspirationsmuskeln herbeigeführt werden kann usw.; endlich durch die exspiratorische und inspiratorische Wirkung, die den normalen oder künstlich übertriebenen Veränderungen des Lungenvolumens zukommt und durch die jener reflektorische Mechanismus sich geltend macht, den man mit Hering und Breuer als die Selbststeuerung der Atembewegungen bezeichnet[1]).

Von anderen zentripetalen Vagusästen wirkt auf die Atmung besonders der obere Kehlkopfnerv, durch dessen Erregung exspiratorische Reflexe (Husten) und Atmungsstillstände erzeugt werden können.

Von den efferenten Vagusfasern stehen die einen in Beziehung zur Kehlkopfmuskulatur und damit zur Stimmbildung, indem durch den *N. laryngeus sup.* der *M. crico-thyreoideus,* durch den *N. recurrens* alle übrigen Larynxmuskeln innerviert werden. Andere begeben sich zur glatten Muskulatur der Bronchien und Bronchiolen und üben auf sie einen teils constrictorischen, teils dilatatorischen Einfluß aus. Die von Longet und Volkmann entdeckte bronchomotorische Wirkung der Vagusreizung ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen; von ihrer Existenz überzeugt man sich am besten am frisch getöteten Tiere, dessen Luftröhre mit einer Mareyschen Kapsel oder einem Wassermanometer in Verbindung steht, oder durch onkometrische Beobachtung des Lungenvolumens. Nach dem letzteren Verfahren sind die neuesten über diesen Gegenstand vorliegenden Untersuchungen von Dixon und Brodie ausgeführt[2]).

c) Verdauungsapparat.

Hier tritt der Vagus in erster Linie als Bewegungsnerv des Schlundes und der Speiseröhre auf. Daraus ergibt sich seine Bedeutung für den Schluckakt. Die Sphincteren der Cardia und des Pylorus scheinen vom Vagus sowohl erregende

[1]) Die ältere Literatur der zentripetalen Vagusreizung bei J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *Nervus vagus*, Berlin 1862, S. 21 bis 36; die neuere bei demselben Autor in Hermanns Handb. d. Physiol. **4** (2), 254, 1882 und O. Langendorff und R. Oldag, Pflügers Arch. **59**, 201, 1894; J. Breuer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1868. — [2]) Die früheren Arbeiten bei L. Gerlach, Pflügers Arch. **13**, 491, 1876 und Fr. Riegel und L. Edinger, Zeitschr. f. klin. Med. **5**, 413; W. Einthoven, Pflügers Arch. **51**, 367, 1892; Th. Beer, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, Suppl., S. 101; W. E. Dixon and T. G. Brodie, Journ. of Physiol. **29**, 97, 1903.

als hemmende Fasern zu erhalten. Besonders kann am atropinisierten Tiere (Kaninchen) durch Vagusreizung eine Aufhebung des tonischen Cardiaverschlusses herbeigeführt werden (Langley). Beim Erbrechen ist die durch Vermittelung der Vagi geschehende Eröffnung der Cardia von Wichtigkeit. Hemmende Wirkungen auf einen Teil des Digestionskanales äußert der Vagus besonders beim Frosche, da Magen und Speiseröhre nach Durchschneidung beider Vagi oder Zerstörung des Kopfmarkes in einen andauernden Kontraktionszustand geraten (Rosenkranzversuch von Goltz). Beim Säugetier wird die Peristaltik des Magens, Dünndarmes und Dickdarmes durch Vagusreizung angeregt oder, wenn vorhanden, verstärkt. Durchschneidung der Vagi aber hebt diese Bewegungen nicht völlig auf. Bei der Schleihe, *(Tinca vulgaris)*, deren Darm eine größtenteils quergestreifte Muskulatur besitzt, bewirkt Tetanisierung der Vagi eine sofort eintretende und der Reizungsdauer entsprechende Zusammenziehung dieser Muskeln (Ed. Weber, Mahn).

Daß der Vagus sekretorische Fasern für die Drüsen der Magenschleimhaut und für das Pankreas führt, ist jetzt durch die Versuche von Pawlow und seinen Schülern sicher festgestellt.

Der Vagus enthält auch sensible Fasern für den Magen. Doch entbehrt die Annahme Brachets, daß er das Gefühl der Sättigung, des Hungers und des Durstes vermittele, jeder ausreichenden Begründung.

2. Die Anteile des Vagus und des Accessorius an den Verrichtungen des gemischten Stammes.

Es ist schon oben erwähnt worden, daß Großmann, Kreidl und ihre Mitarbeiter das Wurzelgebiet des neunten bis elften Gehirnnerven bündelweise abzuteilen und die jedem der drei Bündel zukommenden Funktionen experimentell festzustellen gesucht haben[1]). Die Abweichungen dieser Einteilung von den üblichen der Anatomen sind übrigens nicht erheblich; denn beim Affen (Macacus) entspricht nach Kreidl der obere Teil des obersten Bündels dem Glossopharyngeus, der untere (voroberste) dem Vagus, das mittlere Bündel dem *Accessorius cerebralis*, das unterste dem *Accessorius spinalis*. Das voroberste Bündel versorgt diesen Untersuchungen zufolge die Schlundschnürer, die *Mm. palatoglossus* und *palatopharyngeus*, die Speiseröhrenmuskulatur, den *M. crico-thyreoideus* und enthält außerdem die der Atmungsregulation dienenden Fasern. Dem mittleren Bündel dagegen entstammen die motorischen Elemente des *N. recurrens* (für die Kehlkopfmuskeln), Motoren für den *Levator veli palatini* und endlich auch die herzhemmenden Fasern. Da das mittlere Bündel lediglich dem *Accessorius cerebralis* (oder *vagi*) entspricht, so würde damit die Ansicht derjenigen Forscher bestätigt sein, die den *Accessorius vagi* für den Herzregulator, und teilweise auch die derjenigen, die ihn für den Stimmnerven erklärt haben. Wie schon angedeutet, kommt nach unserer Meinung diesen Fragen nicht die Bedeutung zu, die man ihnen lange Zeit beigemessen hat. Das unterste Bündel der Wurzelgruppe enthält die Wurzelfasern des *Accessorius spinalis*. Er versorgt mit motorischen Fasern den *M. sternocleidomastoideus* und *M. cucullaris*.

3. Der Tod nach Durchschneidung beider Vagi[2]).

Die einseitige Durchschneidung des Vagus wird ohne üble Folgen vertragen; die danach entstehenden Störungen gleichen sich wieder aus. Dagegen ist die beiderseitige Durchtrennung des Nerven ein tötlicher Eingriff. Trotz der vielen

[1]) A. Kreidl, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. **106** (3), 197, 1897. (Daselbst die älteren Angaben über die dem Accessorius zugeschriebenen Leistungen des Vago-Accessorius); M. Großmann, ebenda **98**, 466, 1889; K. Réthi, ebenda **101** (1892); A. Kreidl, Pflügers Arch. **59**, 9, 1895; M. Großmann, ebenda S. 1; Th. Beer und A. Kreidl, ebenda **62**, 156, 1896. Eine erschöpfende Darstellung der Geschichte der Experimentalphysiologie des Accessorius gibt C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **10**, 171, 1883. — [2]) O. Frey, Die pathologischen Lungenveränderungen nach Lähmung der *Nervi vagi*. Leipzig 1877; S. Mayer,

darauf gerichteten Untersuchungen ist die Ursache des letalen Ausganges noch sehr dunkel. Bei jungen Tieren (Hund, Kaninchen u. a. m.), die fast unmittelbar nach der Operation sterben, handelt es sich, wie Legallois gefunden hat, zweifellos um Erstickung[1]); die sehr nachgiebigen Kehlkopfknorpel verlieren hier durch die Lähmung der Kehlkopfmuskeln ihren Halt und verursachen bei den der Operation folgenden tieferen Atemzügen einen ventilartigen Verschluß des Larynxeinganges. Durch Tracheotomie beugt man dem schnellen Eintritt des Todes vor. Ähnliche Umstände scheinen sich bei Pferden und Katzen verschiedenen Alters geltend zu machen; auch hier rettet nur der Luftröhrenschnitt vor schnellem Zugrundegehen.

Ältere Kaninchen pflegen die beiderseitige Vagotomie höchstens 24 Stunden zu überleben. Tracheotomiert man sie, so bleiben sie etwas länger am Leben. Hunde gehen manchmal nach zwei bis vier Tagen, zuweilen aber erst viel später zugrunde. Unter 14 Hunden, die H. Nasse operiert hatte, lebten drei 30, 57 und 62 Tage; Sédillot sah einen Hund die beiderseitige Vagotomie zehn Wochen und einige Tage, Bidder einen Monat und 18 Tage, Boddaert gar drei Monate und 6 Tage überleben.

Was nun die Ursache des Todes anlangt, so haben viele Autoren ein großes Gewicht auf die schon seit Valsalva bekannte Lungenentzündung gelegt, die man bei der Sektion findet. Diese ist, wie Traube gezeigt hat, eine Fremdkörperpneumonie und kommt dadurch zustande, daß die nur unvollkommene Schließung der Stimmritze das Eindringen von Speichel, Speisebestandteilen usw. aus dem gelähmten Oesophagus in die ihrer Empfindlichkeit und daher ihrer Schutzreflexe beraubten Luftwege ermöglicht. Die einzige Ursache für den tödlichen Ausgang kann indes in dieser Pneumonie nicht gesehen werden, da der Tod auch bei solchen Kaninchen und Hunden eintritt, bei denen man keine oder nur unerhebliche Lungenveränderungen findet, und da auch Vögel, bei denen wegen der besonderen Innervationsverhältnisse des oberen Kehlkopfes keine Gelegenheit zum Eindringen von Fremdkörpern gegeben ist und die Lungen infolgedessen ganz unversehrt bleiben, wenn auch spät, schließlich doch ausnahmslos zugrunde gehen.

Andere haben an die regulatorischen Beziehungen der Vagi zum Herzschlage gedacht und angenommen, daß das nicht mehr gezügelte Herz sich gewissermaßen zu Tode arbeite. Aber man kann ein Kaninchen wochenlang mit Belladonnablättern füttern, ohne daß es unter der dadurch bewirkten Herzvaguslähmung merklich leidet.

Auch an die Lähmung der Bronchialmuskeln, an den Fortfall der Atmungsregulation, an die gesteigerte Atemanstrengung hat man gedacht. Man hat ferner auf die gestörte Magensaftabsonderung und die erschwerte Fortschaffung des Mageninhaltes und die dadurch bedingte Möglichkeit einer Autintoxikation hingewiesen; für den Vagustod der Vögel hat man die durch die Lähmung der Speiseröhre herbeigeführte Inanition verantwortlich gemacht. Andere haben nicht in einer einzelnen funktionellen Störung, sondern in dem Wegfall mehrerer oder aller der mannigfaltigen Leistungen der Vagi die Todesursache erblicken wollen. Ich muß es mir versagen, auf die verschiedenen Versuchsverfahren einzugehen, durch die man diese verschiedenen Ansichten hat beweisen wollen. Die beachtenswerteste von allen dürfte, soweit es sich um den Hund handelt, die von Pawlow und seinen Schülern aufgestellte und experimentell begründete Erklärung des Vagustodes sein. Pawlow sieht die Todesursache in zwei Momenten: in der Erkrankung der Lunge und in der Schädigung des Verdauungsapparates mit ihren Folgen. Gelingt es, diese beiden Wirkungen der Vagotomie zu vermeiden, so verhütet man den tödlichen Ausgang. Der Eintritt der Pneumonie kann durch Anlegung einer Speiseröhrenfistel verhindert werden, durch die Schleim, Speichel, Nahrungsbestandteile von den Luftwegen ferngehalten werden. Ferner ist eine Magenfistel anzulegen, durch die das Tier normal ernährt, die Absonderung des Magen-

---

Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (1), 261, 1879; P. Herzen, Les causes de la mort après la double vagotomie dans leur rapport avec les conditions de survie. Lausanne 1897; P. Katschkowsky, Pflügers Arch. 84, 6, 1901.

[1]) C. Legallois, Oeuvres (éd. Pariset) 1, 169 ff., Paris 1824.

saftes unter Kontrolle gehalten, unverdauter Mageninhalt ausgespült werden kann. Hunde, die so behandelt worden sind und denen vor allem jede Verdauungsstörung ferngehalten wird, bleiben, wie besonders auch durch die neueren Versuche von Katschkowsky bestätigt wird, nach gleichzeitiger, in der Halsgegend ausgeführter Exzision der beiden Vagi unbegrenzte Zeit am Leben. Sehr bemerkenswert ist, daß bei solchen Tieren nach einiger Zeit die Zahl der Herzschläge wieder zur Norm zurückgeht, die Atmung aber dauernd verlangsamt bleibt.

VI. **Der 12. Gehirnnerv,** *N. hypoglossus*, ist an seinem Ursprunge reiner Bewegungsnerv; durch Anastomosen mit Spinalnerven erhält er sensible Elemente. Er versorgt die Zungenmuskulatur und führt zugleich der Zunge vasomotorische Fasern zu. Sein Einfluß ermöglicht die verschiedenen Gestaltveränderungen der Zunge, ihre Bewegungen innerhalb und außerhalb der Mundhöhle, ihre Teilnahme an den Akten der Bissenformung, des Schluckens (*M. longitudinalis* und *Hyoglossus*) und des Sprechens. Schwache Tetanisierung des Nerven bewirkt Zurückziehen, stärkere Vorstrecken der Zunge.

Ist ein Hypoglossus gelähmt, so weicht die Zunge innerhalb der Mundhöhle nach der gesunden Seite ab; wird sie aber hervorgestreckt, so ist ihre Spitze nach der gelähmten Seite hin abgelenkt. Dieses eigentümliche Verhalten, das mehrfache Erklärungsversuche veranlaßt hat, rührt, wie Schiff richtig erkannt hat, davon her, daß beim Hervorstrecken der Zunge der *M. genioglossus* tätig ist, dieser aber bei einseitiger Wirksamkeit die Zunge zugleich nach der entgegengesetzten Seite abbiegt[1]).

4. Beziehungen des Rücken- und Kopfmarkes zu einzelnen Organen und Organsystemen.

I. Beziehungen zur Skelettmuskulatur.

1. Die Unterhaltung des Muskeltonus.

Von älteren Forschern ist vielfach behauptet worden, daß alle quergestreiften Muskeln des Körpers sich während des Lebens in einer gewissen Spannung befinden. Diesen Tonus dachte man sich verursacht durch schwache Impulse, die den Muskeln von seiten der Zentralorgane und durch Vermittelung der Bewegungsnerven andauernd, auch bei scheinbarer Untätigkeit der Muskulatur, zugehen sollten.

Diese Lehre wurde besonders durch die Autorität Joh. Müllers[2]) gestützt; sie schien ihm begründet einmal durch die Erfahrung, daß durchschnittene oder von ihrem Ansatzpunkte abgetrennte Muskeln sich retrahieren, und ferner durch die einseitige Verziehung von Körperteilen im Sinne bestimmter Muskelgruppen nach Lähmung ihrer Antagonisten (Gesichtsverziehung nach der gesunden Seite bei einseitiger Facialislähmung, Ablenkung der Zunge zur anderen Seite bei Lähmung eines *N. hypoglossus* u. a. m.)

Ed. Weber[3]) indessen zeigte, daß die Zurückziehung durchschnittener Muskeln nur in deren Elastizität ihren Grund hat. In der Tat sind die Skelettmuskeln zwischen ihren Ansatzpunkten über ihre natürliche Ruhelänge gespannt und retrahieren sich daher infolge der Durchschneidung auch

---

[1]) M. Schiff, Arch. f. physiol. Heilkunde 10, 579, 1851; F. Lange, Archiv f. klin Chirurgie 46 (3), 1894. — [2]) Joh. Müller, Handb. d. Physiol. 2, 80, 1840. — [3]) Ed. Weber, Wagners Handwörterb. d. Physiol. 3 (2), 105, 1846.

dann, wenn vorher ihre Nerven durchtrennt oder die Zentralorgane gelähmt wurden.

Auch der zweite von Müller angeführte Grund ist nicht ohne weiteres zugunsten der Tonuslehre zu verwerten; denn die betreffende Erscheinung läßt sich auch anders erklären.

Auf die Möglichkeit einer anderen Deutung hat Hermann[1]) aufmerksam gemacht. Bekanntlich dehnt sich ein kontrahiert gewesener Muskel bei der Erschlaffung nur dann vollständig aus, wenn dehnende Kräfte auf ihn wirken. Bei den quergestreiften Muskeln des Körpers besorgen dies die Antagonisten. Sind sie gelähmt, so muß ihrem Widerpart nach jeder Zusammenziehung ein Verkürzungsrückstand verbleiben. Durch ihn wird aber das Glied nach der gesunden Seite abgelenkt werden müssen. Ganz einwurfsfrei scheint mir diese Deutung freilich nicht zu sein. Die Verfechter des Muskeltonus beziehen diesen gegenwärtig auf reflektorische Einflüsse. Wenn nun nach einseitiger Lähmung der Empfindungsnerven eines Gebietes, z. B. einer Gesichtshälfte, ebenfalls eine Verziehung nach der anderen Seite eintritt — und dies ist, wenn auch in geringem Maße, zweifellos der Fall —, so ist jene Erklärung nicht anwendbar; denn die Muskeln der anästhetischen Seite können noch willkürlich kontrahiert werden und müßten daher auch imstande sein, den Verkürzungsrückstand ihrer Antagonisten zu beseitigen.

Auch die experimentelle Prüfung der Tonuslehre lieferte mehreren Forschern negative Resultate.

So untersuchte Heidenhain[2]) mit den besten Hilfsmitteln der physiologischen Technik die Länge eines mit dem Rückenmark im Zusammenhang befindlichen Froschmuskels vor und nach der Durchschneidung seines Nerven und fand, daß eine Zunahme derselben sich nicht nachweisen ließ; daraus folgerte er, daß die animalen Muskeln einen vom Nervensystem abhängigen Tonus nicht besitzen.

Andererseits zeigten einige Jahre darauf die Mitteilungen von Brondgeest[3]), daß wenigstens gewissen Muskelgruppen des Frosches, nämlich den Flexoren der Hinterbeine, in der Tat ein zentral vermittelter Tonus zukommt.

Der klassische Versuch von Brondgeest ist folgender. Ein geköpfter Frosch oder besser ein solcher, dem man das Rückenmark hoch oben durchschnitten hat, wird vertikal aufgehängt. Hat man ihm vorher auf der einen Seite den *N. ischiadicus* durchtrennt, so hängt das entsprechende Bein schlaff herunter, während das der anderen Seite in leichter Beugestellung verharrt und daher deutlich kürzer als jenes erscheint. Der Versuch gelingt besonders leicht an abgekühlten Fröschen (Biedermann). Nachdem Brondgeest so die Existenz eines Beugertonus der Hinterbeine nachgewiesen hatte, ging er einen Schritt weiter. Anstatt des *N. ischiadicus* durchschnitt er einseitig die entsprechenden hinteren Rückenmarkswurzeln und sah danach das Hinterbein ebenfalls länger werden als das der anderen Seite.

Indem Brondgeest den Beugertonus auf zentripetal dem Rückenmark zugeführte Erregungen bezog, wurde er der Begründer der Lehre

---

[1]) L. Hermann, Lehrb. d. Physiol., 11. Aufl. 1896, S. 419. — [2]) R. Heidenhain, Physiologische Studien, Berlin 1856, S. 9. Daselbst auch die ältere Literatur. Gleichzeitig mit ihm gelangte auch L. Auerbach, der an Säugetieren experimentierte, zu ähnlichen Folgerungen (Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1856, S. 32 u. 127). Nicht so klare Resultate hat W. Wundt erhalten, der an Fröschen mit ungestörter Blutzirkulation experimentierte (Die Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig 1858). — [3]) Brondgeest, Onderzoekingen over den tonus der willekeurigen spieren. Akad. Proefschr. Utrecht 1860, und Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860, S. 703; E. Cyon, Pflügers Arch. 8, 347, 1874.

vom Reflextonus [1]). Anfangs stieß auch diese Lehre, besonders aber die Verallgemeinerung der an einer bestimmten Muskelgruppe des Frosches erhaltenen Resultate auf Widerspruch. Bezüglich des Brondgeestschen Versuches selbst wies man darauf hin, daß durch die künstliche Lage, die man dem Froschpräparat erteilen muß, um den Beugertonus wahrzunehmen, ungewöhnliche Bedingungen geschaffen würden, indem die mit der vertikalen Stellung verknüpfte Dehnung der Haut abnorme Empfindungsreize erzeuge. Man fand, daß der auf Quecksilber schwimmende dekapitierte Frosch keinen Flexorentonus zeigt [2]).

Seither hat man indessen das Bestehen eines Reflextonus für viele andere Muskeln oder Muskelgruppen dargetan, auch für solche der Säugetiere und des Menschen, und wenn es auch richtig ist, daß ohne eine gewisse Dehnung der Haut, der Muskeln, der Gelenke dieser Tonus vielleicht ganz vermißt werden möchte, so ist doch fraglich, ob unter normalen Bedingungen eine solche Dehnung gänzlich fehlen kann.

Von Bedeutung für die Lehre vom Reflextonus sind besonders die Versuche von Tschirjew und von v. Anrep. Letzterer sah schwach belastete Froschmuskeln (*Adductor magnus* und *semimembranosus*) nicht nur bei Durchschneidung ihrer Nerven, sondern auch infolge von Curarisierung und bei Vergiftung mit kleinen, nur die sensiblen Nerven lähmenden Cocainmengen sich verlängern. Tschirjew fand, daß auch beim Säugetier (Kaninchen) die Länge des *M. quadriceps* auf Durchtrennung sowohl der vorderen wie der hinteren Rückenmarkswurzeln zunimmt [3]). Beim Affen tritt nach Durchschneidung der sensiblen Wurzeln eine bis zur Aufhebung gehende Tonusabnahme der entsprechenden Muskeln ein [4]).

Auch für das Säugetier ist festgestellt, daß das Rückenmark den Skelettmuskeltonus vermittelt, wenn es auch nicht dessen einzige Quelle ist. Zwar sind beim Hunde nach vollkommener Querdurchschneidung des Markes in der Höhe der unteren Brustwirbel die Hinterbeine zunächst ganz schlaff; nach einigen Tagen aber, wenn auch die Reflexe wiederkehren, wird ihre passive Beweglichkeit geringer, und noch später zeigt das vertikal gehaltene Tier deutliche Beugung im Hüft-, Fuß- und Kniegelenk: der Reflextonus hat sich wiederhergestellt [5]). Ganz ähnlich verhalten sich die unteren Extremitäten von Tauben, deren Lendenmark vom Brustmark abgetrennt worden ist [6]). Es will nicht viel besagen, daß manche Kliniker beim Menschen die „schlaffe Lähmung" als Zeichen einer totalen Querschnittsläsion des Rückenmarks betrachten; eine solche ist auch hier nur so lange vorhanden, als auch alle Reflexe fehlen. Mit ihnen stellt sich der Tonus der gelähmten Gliedmaßen wieder her.

---

[1]) Schon Marshall Hall (Abhandl. über d. Nervensystem, Marburg 1840, S. 94) läßt den Tonus der Skelettmuskeln vom Rückenmark abhängen, erkennt ihn aber nicht, wie den der Sphincteren, für einen reflektorischen an. Den Gedanken eines solchen hatte übrigens auch schon Stilling gehabt (Arch. f. physiol. Heilkunde 1842, S. 98), und Volkmann hatte gegen diese Auffassung Einwände erhoben (Wagners Handwörterbuch der Physiologie **2**, 488). — [2]) F. Cohnstein, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. — [3]) S. Tschirjew, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, S. 78; B. v. Anrep, Pflügers Arch. **21**, 226, 1880. Neuere Versuche liegen vor von J. W. Langelaan (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1901, S. 106), der auch stark gedehnte Muskeln bei Durchschneidung ihrer Nerven oder bei direkter Cocainisierung sich plötzlich verlängern sah. — [4]) F. W. Mott und C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. **57**, 484, 1895; F. W. Mott, Vier Vorlesungen aus der allgemeinen Pathologie des Nervensystems. Deutsch von Wallach. Wiesbaden 1902, S. 27. Vgl. ferner H. E. Hering, Pflügers Arch. **68**, 19, 1897 und Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **38**, 266, 1897. — [5]) H. Munk, Sitzungsber. Preuß. Akad. d. Wissenschaften, mathem-physikal. Kl., **48**, 1069, 1903. — [6]) J. Singer, Sitzungsber. Wiener Akad. d. Wiss. **89** (3), März 1884.

Bei Tabikern wird Tonusverlust der unteren Extremitäten sehr häufig beobachtet. Muskens fand, daß bei ihnen ebenso wie bei Tieren (Katzen), denen die Hinterwurzeln durchtrennt wurden, das durch einen Stoß zum Schwingen gebrachte atonische Bein mehr Schwingungen ausführt als ein gesundes und im Besitze seines Tonus befindliches [1]).

An diese Beobachtung erinnern auch die Angaben von Emanuel über die Gleichgewichtsschwingungen der einem plötzlichen vorübergehenden Zuge ausgesetzten Hinterbeine beim Frosch. Das normal innervierte Bein zeigt hierbei eine charakteristische, auf das Bestehen von aktiven Muskelwiderständen deutende „Tonuskurve", während nach Curarisierung, nach Durchschneidung des *N. ischiadicus* oder der vorderen oder hinteren Spinalwurzeln nur pendelartig auf- und absteigende elastische Schwingungen eintreten, die sich von denen des toten Tieres nicht unterscheiden („Leichenkurve" [2]).

In ausgesprochener Weise macht sich der Reflextonus im Trigeminusgebiete geltend. Nach intracranieller Durchschneidung dieses Nerven sinkt beim Kaninchen der entsprechende Ohrlöffel sofort wie gelähmt herab [3]). Schon lange vor Filehne, der diese Tatsache entdeckte, hatten Ch. Bell [4]) und Magendie [5]) ähnliche Beobachtungen mitgeteilt; sie waren aber in Vergessenheit geraten. Es handelt sich bei diesen Versuchen ebenso wie bei den neueren von Exner und Pineles [6]) allerdings nicht allein um Tonusverlust, sondern um tiefer greifende Bewegungsstörungen, die den von Exner aufgestellten Begriff der Sensomobilität zu erläutern geeignet sind [7]). Auch beim Menschen tritt infolge von Trigeminuslähmung mit einer Störung des Mienenspieles der anästhetischen Gesichtshälfte wahrscheinlich auch eine gewisse Schlaffheit des Gesichtsausdruckes in der Ruhe ein; bei einseitigem Gesichtsschmerz (*Tic douloureux*) hat man dauernde Kontraktion der gleichseitigen Facialismuskulatur beobachtet, die als ein gesteigerter Tonus gedeutet werden kann.

Der Lehre vom Reflextonus erwächst eine wesentliche Stütze aus dem zuerst von Cyon beobachteten Einfluß der hinteren Rückenmarkswurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen. Cyon fand nämlich, daß die elektrische Reizbarkeit der Vorderwurzeln, solange die entsprechenden Hinterwurzeln erhalten blieben, größer war als nach deren Durchschneidung; er deutete die Erscheinung im Sinne eines Dauerreflexes, indem er annahm, daß durch fortwährende zentripetal dem Rückenmark zuströmende Reize eine schwache Erregung der aus ihm hervorgehenden motorischen Fasern erzeugt werde, die sich zu der durch die künstliche Reizung bedingten addiere [8]). Die Angaben von Cyon sind mehrfach bestritten worden [9]); neuere Beobachtungen von Belmondo und Oddi [10]) sprechen jedoch sehr zu ihren Gunsten.

Dürfen wir sie als sichergestellt ansehen, so können sie gewissermaßen als eine andere Form des Brondgeestschen Versuches an den hinteren

---

[1]) L. J. J. Muskens, Neurol. Zentralbl. **18**, 1074, 1899. — [2]) G. Emanuel, Pflügers Arch. **99**, 363, 1903. — [3]) W. Filehne, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 432. — [4]) Ch. Bell, Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems. A. d. Engl. von M. H. Romberg. Berlin 1836, S. 59 u. 64. — [5]) Magendie, Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten. A. d. Franz. von G. Krupp. Leipzig 1841, S. 306. — [6]) Pineles, Zentralbl. f. Physiol. **4**, 741, 1891. — [7]) S. Exner, Pflügers Arch. **48**, 592, 1891, und Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. Wien und Leipzig 1894, S. 124. — [8]) E. Cyon, Ber. Sächs. Ges. d. Wissensch., math.-physikal. Kl., 1865, S. 85; F. Steinmann, Bullet. Acad. St. Pétersbourg **7**, 787, 1871. — [9]) v. Bezold u. Uspensky, Stud. d. Würzburger Physiol. Laborat.; G. Heidenhain, Pflügers Arch. **4**, 435, 1871; Grünhagen, Zeitschr. f. rationelle Medizin, 3. Reihe, **26**, 190. — [10]) E. Belmondo e R. Oddi, Rivista sperim. di Freniatria 1890.

Wurzeln gelten. Sie weisen aber nur die Existenz eines nervösen Tonus nach; daß diesem immer ein muskulärer entspricht, ist nicht notwendig; er könnte fehlen, wenn die reflektorische Erregung der motorischen Wurzeln nur schwach wäre.

Eine beständige tonische Tätigkeit aller Skelettmuskeln zu behaupten, ist man auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht berechtigt; denn die vorliegenden Versuche lehren zunächst nur, daß gewisse Muskeln oder Muskelgruppen unter gewissen Bedingungen sich tonisch erregt zeigen. Beim Brondgeestschen Versuch und ebenso bei vielen anderen sind dies die Beuger der frei herabhängenden Hinterbeine. Das Übergewicht des Tonus der Flexoren und Adduktoren über den der Strecker und Abduktoren geben selbst solche Beobachter zu, die von der Existenz eines allgemeinen Muskeltonus überzeugt sind [1]). Die Erklärung für dies Verhalten liegt vielleicht darin, daß, wie bekannt, der Beugemechanismus der Hinterbeine des Frosches direkt wie reflektorisch am leichtesten erregt wird. Sind die von der Peripherie kommenden Reize nur schwach, so genügen sie deshalb zur Tonisierung der Flexoren, lassen aber andere Muskeln in Ruhe.

Als Angriffsort der dem spinalen Reflextonus zugrunde liegenden Reize hat man anfänglich die Haut angesehen, die ja dauernd durch die Berührung mit der Unterlage, durch Druck und Dehnung mancherlei Reizungen ausgesetzt ist. Die Untersuchungen von Mommsen [2]) haben indessen gezeigt, daß auch nach Fortnahme oder Anästhesierung der Haut der Reflextonus fortbesteht. Vermutlich kommen daher außer den Hautnerven die afferenten Nerven der Muskeln, Sehnen, Aponeurosen und Gelenke in Betracht. Die Verschiedenheit der Reize, die bei den verschiedenen zufälligen oder willkürlichen Gliederstellungen diese Nerven treffen, muß notwendigerweise einen großen Wechsel in der Stärke des Reflextonus zur Folge haben.

Aber sind denn die Muskeln überhaupt nur infolge der ihnen durch hintere Rückenmarkswurzeln zuströmenden reflektorischen Erregung tonisch tätig? Gibt es nicht vielleicht auch andere Quellen des Muskeltonus? Ist immer nur das Rückenmark sein Vermittler?

Zunächst läßt sich zwar nicht beweisen, aber auch nicht bestreiten, daß das nervöse Zentralorgan auch autochthon einen Tonus entfalten könnte, der in einer gelinden Muskelerregung seinen Ausdruck fände und in seiner Höhe von den Zustandsänderungen des Zentralorgans, von Einflüssen der Blutbeschaffenheit u. a. m. abhängig wäre. Aber halten wir uns an den Reflextonus! Seine spinale Natur ist beim Brondgeestschen Versuche dadurch bewiesen, daß dieser nicht nur nach Abschneiden des Kopfes, sondern auch nach hoher Rückenmarksdurchschneidung gelingt. Wenn aber, wie in den Beobachtungen von Mott und Sherrington, beim sonst unverletzten Tier Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln zu einer Atonie der Glieder führt, so braucht man nicht ausschließlich an das Rückenmark als Zentralherd dieser Erregung zu denken. Vor allem wird an das Großhirn (Rinde und subcorticale Ganglien) zu denken sein, aber auch das kleine Gehirn wird man nicht ausschließen dürfen. Wenn ferner die beständigen

---

[1]) G. Kürschner, Nachträge u. Ergänzungen zu Marshall Halls Abhandlungen über das Nervensystem. Marburg 1840, S. 160. — [2]) J. Mommsen, Virchows Arch. f. pathol. Anat. **101**, 22, 1885.

Anregungen, die Haut- und Muskelnerven den Zentralorganen zugehen lassen, zur Erzeugung eines Reflextonus genügen, so wird man annehmen dürfen, daß die beständigen Erregungen, denen sie von seiten der höheren Sinnesnerven ausgesetzt sind, mindestens dieselben Folgen werden haben können.

Ein Einfluß des Großhirns auf den Muskeltonus ist nach den vielfachen Erfahrungen bei großen experimentell erzeugten Substanzverlusten kaum abzulehnen [1]). Daß auch er reflektorischer Natur sei, darf vermutet werden.

Auch Beobachtungen an wirbellosen Tieren sind hier anzuführen. Nach Bethe übt bei den Arthropoden (Astacus, Squilla, Apis) das Gehirn (Oberschlundganglion) einen tonischen Einfluß auf die gesamte Körpermuskulatur aus. Seine Ausschaltung scheint besonders zu einer Atonie der Streckmuskeln zu führen. Da bei einseitiger Fortnahme des Gehirns hier eine Krümmung des Körpers nach der gesunden Seite auftritt, muß angenommen werden, daß jede seiner Hälften den Tonus der gleichseitigen Körperhälfte unterhält [2]). Bei vielen Wirbellosen spielt der vom Nervensystem unterhaltene Tonus der Muskulatur offenbar eine bedeutende Rolle. Bemerkenswert ist indessen, daß Fortnahme des Zentralnervensystems bei gewissen Tieren, z. B. Aplysia, den Tonus nicht nur nicht beseitigen, sondern sogar erheblich steigern soll [3]).

Was das Kleinhirn anlangt, so gehört nach Aussage eines der besten Kenner seiner Verrichtungen, Luciani, Atonie der Glieder zu den sichersten Folgen seiner Zerstörung.

Nach diesem Forscher erstreckt sich der Einfluß des kleinen Gehirns in dieser Beziehung besonders auf die Muskeln der hinteren Extremitäten und auf die Strecker der Wirbelsäule; er ist zwar bilateral, vollzieht sich aber doch vorwiegend in gekreuzter Richtung. Die Quelle der cerebellaren Beziehungen zur Muskulatur sieht Luciani in den Eindrücken, die dem Kleinhirn von der Peripherie her auf den Bahnen der Sinnesnerven zufließen [4]).

Sind unter diesen letzteren hier namentlich diejenigen afferenten Nerven zu verstehen, auf deren Bahnen die taktilen und Muskelgefühle geleitet werden, so ist anderseits ein Einfluß auch anderer Sinnesnerven auf den Muskeltonus nicht unwahrscheinlich. Doch liegen darüber meines Wissens keine bestimmten Angaben vor, mit Ausnahme der wichtigen Tatsachen, die Ewald für die nicht dem Hören dienenden Endorgane des *N. octavus* aufgedeckt hat [5]).

Nach ihm übt das Labyrinth (Bogengangapparat) einen beständigen tonisierenden Einfluß auf die Muskulatur aus (Ohrtonus). Ausschaltung der Labyrinthe führt daher zu Tonusstörungen und durch sie zu sehr merklichen Schädigungen im Gebrauch der Muskeln, zu einem Mangel an Präzision in ihren Leistungen, der besonders in den am meisten präzise arbeitenden Muskeln, denen des Auges, des Halses, den Flugmuskeln der Vögel, bemerklich wird. Jedes Labyrinth steht mit allen Muskeln,

---

[1]) Vgl. z. B. A. v. Koranyi u. J. Loeb, Pflügers Arch. 48, 429, 1891. Beim Frosch fand Emanuel (a. a. O.) einen Einfluß der *Thalami optici*. M. Lewandowsky, Journ. f. Psychologie u. Neurologie 1, 72, 1902. — [2]) A. Bethe, Pflügers Arch. 68, 449 (538), 1897. — [3]) Derselbe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, S. 370. Daselbst noch andere Angaben über den Tonus der Wirbellosen. Von großem Interesse ist der zweifellos neurogene Tonus bei *Sipunculus nudus*, den J. v. Uexküll (Zeitschr. f. Biol. 44, 269, 1903) und R. Magnus (Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 50, 86, 1903) untersucht haben. — [4]) L. Luciani, Das Kleinhirn. Deutsche Ausgabe von M. O. Fraenkel. Leipzig 1893. — [5]) J. R. Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des *Nervus octavus*. Wiesbaden 1892; A. Bickel, Pflügers Arch. 67, 299, 1897 (mit einem Nachwort von J. R. Ewald).

vorwiegend aber mit denen der gekreuzten Körperhälfte (besonders mit ihren Beugern und Adduktoren) in Beziehung, so daß bei einseitiger Zerstörung des Labyrinths charakteristische Körperhaltungen auftreten. Den Teil des Endorganes des achten Gehirnnerven, der diese tonische Muskeltätigkeit vermittelt, bezeichnet Ewald als das Tonuslabyrinth.

Bei der offenbaren Ähnlichkeit des durch das Labyrinth vermittelten und des cerebellaren Tonus liegt es nahe, an gegebene Beziehungen der dabei wirksamen Apparate zu denken, derart etwa, daß das Goltzsche Sinnesorgan der Bogengänge im Kleinhirn sein Zentrum hätte. Ewald glaubt allerdings eine solche Beziehung ablehnen zu müssen, da wesentliche Unterschiede zwischen den Kleinhirnsymptomen und den Erscheinungen bestehen, die nach Ausschaltung der Bogengänge beobachtet werden [1]).

Es wäre übrigens nicht unmöglich, daß der achte Gehirnnerv außerdem auch in seiner Eigenschaft als Hörnerv einen Einfluß auf den Muskeltonus besäße, ebenso wie wahrscheinlich auch dem Sehnerven tonussteigernde Wirkungen zukommen. Der Tonus des *M. sphincter pupillae* hängt zweifellos vom *N. opticus* ab; doch lasse ich ihn hier, wo nur der Skelettmuskeltonus in Frage steht, beiseite.

Die tonischen Antriebe, die den Muskeln durch Vermittelung der nervösen Zentralorgane zugehen, werden, auch wenn sie nicht zu sichtbaren Muskelkontraktionen führen, durch ihren Einfluß auf den Stoffwechsel bemerklich. Es ist hier an den chemischen Muskeltonus zu erinnern, der von Pflüger und Zuntz nachgewiesen worden ist und dessen Quelle auf beständig wirkende Hautreize zurückgeführt wird.

Auch muß hier des Einflusses gedacht werden, den nach Hermann und seinen Schülern das nervöse Zentralorgan auf den Eintritt der Totenstarre hat. Durchschneidet man bei Warmblütern sofort nach dem Tode einen *N. ischiadicus*, so tritt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Starre an dem entsprechenden Beine 10 bis 20 Minuten später ein als an dem anderen [2]). Das zentrale Nervensystem beschleunigt offenbar ihren Eintritt, sendet also noch im Absterben den Muskeln Antriebe zu, die sich freilich nicht mehr in eigentlichen Kontraktionen äußern können, doch aber den Eintritt eines Zustandes begünstigen, der dem der Zusammenziehung zum mindesten ähnlich ist. Die Untersuchungen von Ewald bringen auch diese Erscheinungen in Beziehung zum Tonuslabyrinth [3]).

2. Das sogenannte Krampfzentrum [4]).

Kußmaul und Tenner bewiesen in ihren im Jahre 1857 veröffentlichten klassischen Untersuchungen die Identität der seit alten Zeiten bekannten Verblutungskrämpfe mit den bei der Erstickung durch Luftmangel eintretenden Krämpfen und mit denen, die man durch Erzeugung plötzlicher Blutleere im Gehirn hervorrufen kann. Die Hirnanämie erreichten sie (bei Kaninchen)

---

[1]) B. Lange, Pflügers Arch. **50**, 615, 1891. — [2]) A. v. Eiselsberg, ebenda **24**, 229, 1881; A. v. Gendre, ebenda **35**, 45, 1885 (mit Zusatz v. L. Hermann); G. Aust, ebenda **39**, 241, 1886; M. Bierfreund, ebenda **43**, 195, 1888. — [3]) J. R. Ewald (mit H. Willgerodt), Pflügers Arch. **63**, 521, 1896. — [4]) A. Kußmaul und Tenner, Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre **3** (1857); Nothnagel, Virchows Arch. f. pathol. Anat. **44**, 1; R. Heidenhain und N. Bubnoff, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **26**, 173, 1881; Binswanger, Arch. f. Psychiatrie **19**, 759. Eine ausführliche Übersicht über die vorliegenden Untersuchungen gibt Binswanger in dem Artikel „Epilepsie" in A. Eulenburgs Realenzyklopädie d. ges. Heilkunde. 3. Aufl., **7**, 126, 1895.

durch Unterbindung der vier Gehirnarterien. Da die Anämiekrämpfe auch nach der Entfernung des Großhirnes eintraten, Blutleere des Rückenmarkes oder Verblutung der Tiere nach hoher Durchschneidung des Rückenmarkes aber keine Krämpfe hervorrief, so folgerten Kußmaul und Tenner, daß bei den von ihnen erzeugten epileptiformen Erscheinungen eine Erregung infracorticaler, hinter den Sehhügeln gelegener exzitomotorischer Organe stattgefunden habe. Nothnagel fand später, daß durch Durchschneidung der Varolsbrücke tonische und klonische Krämpfe erzeugt werden können; in diesen Hirnteil verlegte er deshalb das „Krampfzentrum".

Auch Heidenhain und Bubnoff neigten zur Annahme ähnlicher Apparate im Pons und im Kopfmark. Binswanger und Ziehen konnten durch mechanische oder faradische Reizung eines im vordersten Teil der Rautengrube bzw. im Haubenteil der Brücke gelegenen Bezirkes tonische Krämpfe der gesamten willkürlichen Muskulatur hervorrufen, denen beim Kaninchen sich Lauf-, Tret-, Strampelbewegungen usw. der Extremitäten beigesellten.

Auch beim Frosch sind ähnliche Beobachtungen gemacht worden. Heubel reizte hier die untere Hälfte des vierten Ventrikels in der Nähe der *Calamus scriptorius* mechanisch oder durch 10proz. Kochsalzlösung und sah dabei mit einem Schrei beginnende klonische und tonische Krämpfe entstehen. Diese Beobachtungen bestätigte Lapinsky, der bei Verwendung des Kreatins als Reizmittel sich mehrmals wiederholende „epileptische Anfälle" hervorrufen konnte [1]).

Daß in den angeführten Abschnitten des Zentralorgans motorische Gebilde liegen müssen, deren mechanische oder chemische Reizung oder deren plötzliche Anämie zur Entstehung typischer Krämpfe der Skelettmuskulatur führt, kann nach den vorliegenden Angaben nicht bezweifelt werden. Die weitere Forschung hat die Aufgabe, ihre Natur näher festzustellen. Ihnen den Namen eines Krampfzentrums zuzugestehen, möchte ich indessen aus mancherlei Gründen Bedenken tragen.

Die Angaben von Kußmaul und Tenner sind nach mehreren Richtungen rektifiziert worden. Vor allem ist die Bedeutung des Großhirns für die Entstehung epileptiformer Krämpfe von ihnen verkannt worden: bei Hirnanämie, Verblutung und Erstickung dürften die corticalen Apparate in erster Linie beteiligt sein. Aber auch den motorischen Zentralorganen des Rückenmarkes kommt die Fähigkeit zu, durch akute Erstickung erregt zu werden und Krämpfe zu veranlassen. Die von Kußmaul und Tenner bestrittene Angabe M. Halls, der Verblutungskrämpfe auch nach Durchschneidung des Rückenmarkes auftreten sah, ist zweifellos richtig. Dafür haben besonders die Untersuchungen von Luchsinger den Beweis geliefert [2]). Die Fähigkeit, durch Erstickung oder die ihr in dieser Beziehung gleichwertige Blutentziehung in Erregung versetzt zu werden, kommt sicher allen motorischen Zentren des Gehirns und Rückenmarkes zu.

II. Beziehungen zur Atmungsinnervation.

Daß die periodische Tätigkeit der Atmungsmuskulatur vom nervösen Zentralorgan angeregt wird, folgt aus ihrem Aufhören nach Zerstörung desselben oder nach Durchschneidung der entsprechenden Bewegungsnerven.

---

[1]) E. Heubel, Pflügers Arch. **9**, 263, 1874; M. Lapinsky, ebenda **74**, 47, 1899. — [2]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **14**, 383, 1877.

Es besteht also ein Atemzentrum. Wie dasselbe beschaffen ist, in welchem Teile des Zentralapparates es seinen Sitz hat, und worauf sich die Annahme seiner Automatie gründet, das sind Fragen, deren Erörterung hier nicht umgangen werden kann. Die Geschichte des Atemzentrums spiegelt so sehr die zu verschiedenen Zeiten herrschende Auffassung von der Natur der nervösen Zentren wider, daß sich schon dadurch ein Eingehen auf sie wie auf die gegenwärtig auf diesem Gebiete bestehenden Streitfragen an dieser Stelle rechtfertigt. Andere Fragen der zentralen Atmungsinnervation müssen anderen Abschnitten dieses Werkes vorbehalten bleiben.

1. Natur und Sitz des Atemzentrums.

Galen[1]) wußte, daß eine Durchschneidung des Rückenmarkes hinter dem ersten oder zweiten Halswirbel tödlich ist. Später ist diese Tatsache mehrfach wieder entdeckt worden[2]). Erst Legallois (1812) hat durch zielbewußte Versuche nachzuweisen versucht, daß das Atemzentrum — *le premier mobile de la respiration* — in einer umschriebenen, in der Nähe des Vagusursprungs gelegenen Stelle der *Medulla oblongata* seinen Sitz habe. Bei jungen Kaninchen entfernte er schichtweise das ganze Gehirn; ohne die Atmung aufzuheben, konnte er das ganze große und kleine Gehirn, ja sogar den oberen Teil des Kopfmarkes fortnehmen. Traf aber der Schnitt die Gegend des Ursprunges der Vagi, so hörte die Atmung plötzlich auf[3]).

Ch. Bell, der diese Versuche bestätigte, suchte die Existenz eines spezifischen Respirationsnervensystems zu beweisen; die bei der Atmung (Inspiration) beteiligten Nerven läßt er aus dem Seitenstrang des oberen Halsmarkes und dessen bulbärer Fortsetzung hervorgehen, und in diese Region verlegt er „den Sitz der Kraft, welche die respiratorischen Bewegungen leitet“. „Die innige Sympathie“, sagt er, „welche die Muskeln beim Atemholen vereinigt, und zwar Muskeln, die in entfernt voneinander liegenden Teilen des Körpers ihren Sitz haben, deutet auf einen gemeinschaftlichen Mittelpunkt als Herd dieser Kraft[4]).“

Das Bedürfnis, die Koordination und regelmäßige Aufeinanderfolge der Atembewegungen auf das Wirken eines einheitlichen Zentralapparates zurückzuführen, hat auch die meines Erachtens weit überschätzten, über mehrere Jahrzehnte sich erstreckenden Lokalisationsversuche von Flourens veranlaßt[5]).

Von vornherein (1827) ist Flourens geneigt gewesen, den Zentralherd der Atmung in einen Punkt der *Medulla oblongata* zu verlegen, der sich innerhalb eines Gebietes befinden sollte, das von der Gegend unmittelbar über dem Ursprung des achten Hirnnervenpaares (*N. vagus*) bis etwa drei Linien darunter reicht. Später (1851) glaubte er das gesuchte Zentrum in einer stecknadelkopfgroßen Stelle der grauen Substanz im hinteren Winkel des *Calamus scriptorius* gefunden zu haben. Wird dieses Zentrum durch einen oberhalb desselben geführten Schnitt vom Gehirn getrennt, so dauern die Atembewegungen des Rumpfes fort und sind die des Kopfes aufgehoben; das Umgekehrte tritt ein, wenn der Schnitt unterhalb des Zentrums fällt. Flourens war keineswegs, wie viele annehmen, der Meinung, daß dieser Punkt lediglich die Atembewegungen beherrsche; vielmehr glaubte er, daß er auch die Koordination aller für die Erhaltung des Tieres bedeutsamen Bewegungen

[1]) Cl. Galenus, De anatomicis administrationibus ed. Kühn. Leipzig 1821. Liber VIII, Cap. IX, p. 696 (nach Longet zitiert). — [2]) Z. B. von Lorry, Mémoires des savants étrangers, Acad. des sciences 3, 366, 1760. — [3]) C. Legallois, Oeuvres (édit. Pariset) 1, 64, Paris 1824. — [4]) Ch. Bell, Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems (deutsch v. Romberg), 2. Aufl., Berlin 1876, S. 117 ff. — [5]) Die hauptsächlichsten auf das Atemzentrum bezüglichen Arbeiten dieses Forschers finden sich abgedruckt in P. Flourens, Recherches expérim. sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. II. édition. Paris 1842. Chap. X—XII (p. 169—213); s. ferner: Compt. rend. Acad. des sciences 33, 439, 1851. Von der engen Umgrenzung des *Noeud vital* ist übrigens Flourens später zurückgekommen: Journ. de la physiol. 2, 168, 1859.

(mouvements de conservation) besorge; daß er für sie dieselbe Rolle spiele wie seiner Meinung nach das Kleinhirn für die Koordination des Stehens und Gehens. Ja noch mehr: von diesem Punkte hängen nach ihm alle anderen nervösen Funktionen ab, er ist der Zentralpunkt des ganzen Nervensystems. Später ist Flourens noch viel weiter gegangen, ist seine Auffassung dieses Zentrums immer vitalistischer geworden. Sie kulminiert in der nach dem Vorgang von Lamarck (für den Vegetationspunkt der Pflanze) gewählten Bezeichnung: *noeud vital*. Trotz aller Abneigung der modernen Forschung gegen vitalistische Lehren hat der „Lebensknoten" in den Lehrbüchern seinen Namen und sein Ansehen bis auf den heutigen Tag behauptet. In der gegenwärtigen Physiologie erscheint er geradezu als der Typus eines nervösen Zentrums, bestimmt und geeignet, eine Vielheit nervöser Apparate zu einheitlicher und geordneter Tätigkeit zusammenzufassen.

Gegen die Ansichten Flourens' über die Lage und Ausdehnung dieses Zentrums sind freilich mancherlei Einwände erhoben werden. Longet (1847), der geneigt war, das Atemzentrum in die grauen Massen des Seitenstranges der Oblongata zu verlegen, sah ebenso wie Volkmann die Atembewegungen beider Körperseiten nach medianer Teilung des ganzen Kopfmarkes fortdauern[1]). Schiff (1852) schnitt den Flourensschen angeblichen Lebensknoten und das ihn umschließende Dreieck von grauer Substanz ganz und gar heraus; er exzidierte ferner aus der ganzen Länge der Oblongata die graue Substanz des Bodens neben der Mittellinie in der Breite von fast zwei Linien; er löste endlich den hinteren Teil der *Alae cinereae* ab — alles, ohne Atmung und Leben zu gefährden. Aus diesen Versuchen schloß Schiff, daß jede Körperhälfte ihr eigenes Atemzentrum habe und daß dasselbe jederseits wenig hinter der Austrittsstelle der Vagi nahe dem Seitenrande des grauen Bodens des vierten Ventrikels gelegen sei[2]).

Brown-Séquard (1855) behauptete, daß man bei Vögeln die ganze Oblongata entfernen könne, ohne daß die Atmung aufhöre; er führt auch andere Autoren an zum Beweise dafür, daß bei neugeborenen Säugetieren und bei Reptilien (Krokodilen) das Kopfmark für das Bestehen der Atmung nicht nötig ist[3]).

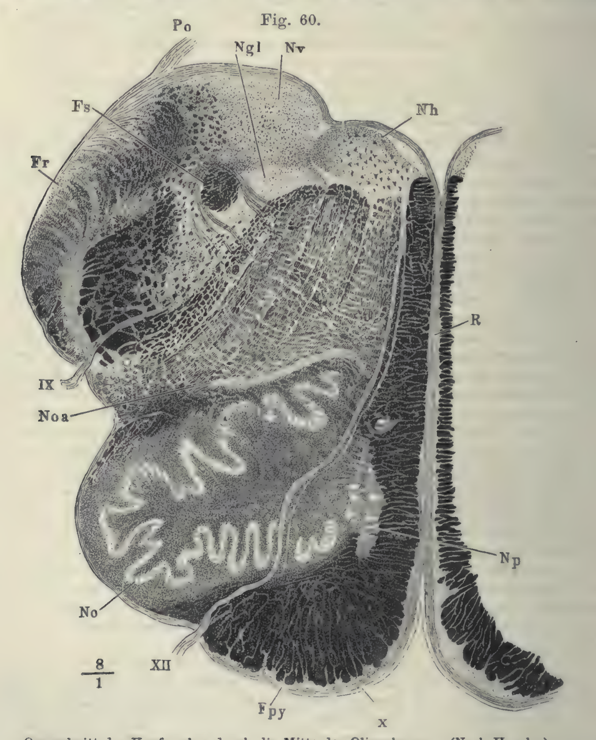
Durch die ganze fernere Geschichte des Atemzentrums zieht sich das Betreben, zumeist unter Anerkennung seines bulbären Sitzes, es genauer zu lokalisieren. Fast jeder Autor verlegt es aber an eine andere Stelle: Gierke fand, in Übereinstimmung, wie es scheint, mit älteren Angaben von Longet, daß das graue Substanz enthaltende Solitärbündel (*F. s.* Fig. 31) durchschnitten werden muß, um die Atmung aufzuheben. Mislawsky leugnet dies und erkennt das Atemzentrum in gewissen Zellgruppen in der Nähe der Hypoglossuswurzeln; nach Knoll liegt die obere Grenze des Atemzentrums 5 mm über der Calamusspitze; Gad und Marinescu verlegen es in die *Formatio reticularis*, und zwar beim Kaninchen in den zellenreicheren lateralen Teil derselben; nach Christiani setzt sich das Atemzentrum zusammen aus den nach seinen und Martins Untersuchungen respiratorisch wirksamen Partien der Sehhügel und der Vierhügel[4]).

---

[1]) F. A. Longet, Anatomie u. Physiol. des Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) **1**, 325, Leipzig 1847. Über die Folgen der medianen Spaltung des Kopfmarkes vgl. auch: O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881, S. 78; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **97**, 170, 1888; A. Kreidl, Pflügers Arch. **74**, 181, 1899. Aus diesen letzteren Mitteilungen geht hervor, daß unter gewissen Bedingungen, z. B. nach einseitiger Vagusdurchschneidung, die durch die Kopfmarkspaltung nicht gestörte Synchronie der Atembewegungen beider Seiten aufhört. — [2]) M. Schiff, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen. Lahr 1851, S. 322. — [3]) E. Brown-Séquard, Experimental and clinical researches on the physiology and pathology of the spinal cord. Richmond 1855, p. 51; Journ. de la physiol. **1**, 217, 1858 u. **3**, 151, 1860. — [4]) Gierke, Pflügers Arch. **7**, 583, 1873 und Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1885, Nr. 34; N. Mislawsky, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1885, Nr. 27; Ph. Knoll, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss. **92** (3), 328, 1885, und Biolog. Zentralbl. **6**, 310, 1886; Joh. Gad, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 175; Joh. Gad et Marinescu, Compt. rend. Acad. des sciences **115**, 444, 1892; A. Christiani, Monatsber. d. Berl. Akad. d: Wiss. 1881, Febr.; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 295; H. N. Martin and W. D. Booker. Journ. of Physiol. **1** (1878).

Die Frage nach der Lokalisation des Atemzentrums, die bisher in so unbefriedigender Weise beantwortet worden ist, wäre müßig, wenn es überhaupt kein einheitliches, anatomisch mehr oder weniger eng begrenztes Atemzentrum gäbe. Der Flourensschen Anschauung gegenüber, die das zweckentsprechende rhythmisch abwechselnde Zusammenwirken der Respirationsmuskeln auf einen zusammenfassenden und koordinierenden Zentralpunkt zurückführt, läßt sich, wie ich in meinen von 1880 bis 1893 aus-

Fig. 60.



Querschnitt des Kopfmarkes durch die Mitte des Olivenkernes. (Nach Henle.)
Fpy Fun. pyramidalis. Fr Fun. restiformis. Np Nucl. pyramidalis. No Nucl. oliv. Noa Nucl. oliv. access. Nh Nucl. hypoglossi. Nv Nucl. vagi. Ngl Nucl. glossopharyngei. Po Ponticulus. R Raphe. IX N. glossopharyng. XII N. hypoglossus. Fs Funicul. solitarius.

geführten Arbeiten gezeigt habe[1]), eine solche grundsätzlich verschiedene Ansicht mit gewichtigen Gründen verteidigen.

Daß selbst das verwickeltste Zusammenwirken von Muskeln zu einheitlichen Bewegungszwecken besonderer Koordinationszentren nicht bedarf, daß die Existenz solcher bei der Vielseitigkeit der möglichen Kombinationen

---

[1]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 518; 1881, S. 78 u. S. 519; 1883, S. 80; 1887, S. 237; 1888, S. 283; 1891, S. 486; 1893, S. 397.

sogar undenkbar ist, das lehren die Erfahrungen über die spinalen Reflexkoordinationen, von denen im IV. Abschnitt (S. 293) die Rede gewesen ist. Wie hier die spinalen Ursprungszentren (Segmentalzentren) der Bewegungsnerven in bald der einen, bald der anderen Kombination tätig werden, je nach der Art und der Stärke und dem Orte des sie hervorrufenden Empfindungsreizes, so könnte man sich vorstellen, daß auch das, was man als Atemzentrum bezeichnet, kein anatomisch einheitliches Gebilde ist, sondern nur der Inbegriff aller der bei der Atmung in Wirkung tretenden Segmentalzentren des Rückenmarkes und Kopfmarkes. Daß solche Segmentalzentren der Atmungsmuskeln bestehen, unterliegt keinem Zweifel; denn wie alle Bewegungsnerven entspringen auch die bei der Atmung beteiligten aus den entsprechenden in der *Medulla spinalis* und teilweise auch in der *Oblongata* gelegenen Nervenkernen. Daß diese reflektorisch und automatisch tätig werden können, läßt sich experimentell beweisen.

Für diese und gegen die zentralisierende Auffassung lassen sich mancherlei Tatsachen und Überlegungen anführen:

1. Bei der Mannigfaltigkeit der Kombinationen der Atemmuskeln, wie sie sich besonders bei den modifizierten Atemreflexen darstellt, sind die Lokalisatoren genötigt, eine ganze Anzahl besonderer Koordinationszentren für die bei der Atmung beteiligten Muskeln anzunehmen. Wer das zusammenfassende Atemzentrum anerkennt, wird konsequenter Weise auch die Existenz einheitlicher und anatomisch begrenzter Zentren für Husten, Niesen, Erbrechen, Lachen, Weinen usw. behaupten müssen. Eine solche Annahme hat aber ebensowenig Wahrscheinlichkeit für sich wie die Behauptung, daß spinale Koordinationszentren für alle die verschiedenen vom Rückenmark vermittelten Reflexkombinationen existieren. (Vgl. S. 295).

2. Da die Fähigkeit besteht, willkürlich die einzelnen Atmungsmuskeln (Zwerchfell, Rippenheber) in Tätigkeit zu setzen, müßte der Rindenimpuls entweder unter Umgehung des vorausgesetzten gemeinsamen Zentrums an den einzelnen segmentalen Zentren angreifen oder das gemeinschaftliche bulbäre partiell erregen können. Beide Angriffsweisen würden für die Lokalisatoren sehr unbefriedigend sein; doch haben sich sogar eifrige Verfechter der Flourensschen Ansicht zugunsten des ersteren Weges ausgesprochen [1]).

3. Es ist unklar, welche Atmungsmuskeln eigentlich in dem gemeinsamen Zentrum repräsentiert sein sollen: nur die unter den gewöhnlichen Bedingungen tätigen oder alle, auch die accessorischen? Da bei anwachsendem Atmungsreiz auch Gesichts-, Nacken- und Extremitätenmuskeln in geordnete respiratorische Tätigkeit kommen, müßte man konsequenterweise annehmen, daß auch sie im Atemzentrum vertreten sind. Die respiratorische Tätigkeit kann aber unter Umständen auch noch zahlreiche andere Muskeln mitergreifen, die zum Zwecke der Atmung gar nichts beitragen und doch synchron mit den eigentlichen Atmungsmuskeln arbeiten [2]). Haben auch sie alle ihre Vertretung im Atemzentrum? Viele werden sagen, es handle sich hierbei um Irradiationen. Damit wäre aber zuzugestehen, daß auch bei der normalen Atmung nur eines der segmentalen Zentren primär tätig zu sein und seine Erregung auf die anderen Segmentalzentren auszustrahlen brauchte.

4. Wenn ein gemeinsames Zentrum existiert, so wäre vorauszusetzen, daß zentripetale Impulse, welche die Atmung verändern, durch Vermittelung dieses Zentrums wirken und daher alle Atmungsmuskeln in gleichem Sinne beeinflussen.

---

[1]) Ph. Knoll, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss. **92** (3), 1885, Juliheft. — [2]) O. Langendorff, a. a. O. 1880, S. 543. In der Narkose begleiten sehr oft regelmäßige Extremitätenbewegungen jeden Atemzug. Vgl. dazu die Angaben von A. Mosso über die analogen Erscheinungen beim schlafenden Menschen und andere einschlägige Beobachtungen. Archivio di Fisiologia **1**, 143, 1904.

Letzteres ist aber nicht der Fall. Bei Reizung des zentralen Vagusstumpfes (am Kaninchen) kann das Zwerchfell in inspiratorischen Stillstand geraten, während gleichzeitig die Nasenflügel ihre Atembewegungen fortsetzen oder sogar in Exspirationsstellung verharren [1]). Beim Frosch sah ich infolge leichter mechanischer Reizung der Gesichtshaut die Bewegungen der Nasenlöcher lange stillstehen, während die übrigen Atembewegungen fortdauerten. Die Brustatmung (bei Hunden und Katzen) kann rhythmisch weitergehen, während das Zwerchfell durch Vagusreizung stillsteht oder (infolge operativer Eingriffe am Kopfmark) sich in anhaltendem Krampfe befindet [2]).

Überhaupt besteht, worauf Mosso wiederholt hingewiesen hat, eine weitgehende Unabhängigkeit der Atembewegungen des Kopfes, des Zwerchfelles und des Thorax voneinander, sowohl was ihre Stärke als ihren Rhythmus anlangt. Jedes entsprechende Segmentalzentrum kann unabhängig von den anderen mehr oder weniger rasch und kräftig in Tätigkeit treten, das eine früher absterben als das andere [3]).

5. Wird durch die obigen Anführungen schon bewiesen, daß eine gewisse Autonomie der dem zentralen Atmungsapparat angehörenden Teilzentren besteht, so wird eine solche in bündigster Weise bewiesen dadurch, daß es unter Umständen gelingt, einzelne dieser Zentren, aus dem Zusammenhang mit dem sog. Lebensknoten gelöst, in selbständiger automatischer Tätigkeit zu sehen. Schon oben wurde erwähnt, daß Brown-Séquard Angaben über das Atmen kopfmarkloser Tiere gemacht hat. Später haben im Strickerschen Laboratorium v. Rokitansky und v. Schroff nach hoher Durchschneidung des Halsmarkes Atembewegungen beobachtet, der erstere, indem er Kaninchen nach der Operation mit Strychnin vergiftete, der letztere, indem er die Tiere (Kaninchen und Hunde) eine Zeitlang bei künstlicher Atmung im Wärmekasten hielt [4]).

Ich selbst habe nach Abtragung des Kopfmarkes, bei neugeborenen oder wenige Tage alten Kaninchen, Katzen und Hunden, seltener an älteren Tieren, bei Tieren jeden Alters aber unter Zuhilfenahme geringer Strychnindosen (0,5 bis 1 mg Strychn. nitr.), rhythmische Atembewegungen auftreten sehen. Notwendig ist, daß sofort nach der Operation künstliche Atmung eingeleitet wird. Wenn man durch diese hin und wieder die aufgetretene Spontanatmung ablöst, kann man lange Zeit hindurch die automatische Tätigkeit der spinalen Atemzentren beobachten [5]).

Die Richtigkeit dieser Beobachtungen ist auf Grund ungenügender Versuche oft bestritten und die daraus gezogenen Schlüsse vielfach abgelehnt worden [6]). Die einen haben nach Isolation des Rückenmarks weder Atemreflexe noch automatische Atmungen gesehen; andere geben die ersteren zu, vermissen aber die letzteren; manche konzedieren das Vorkommen anscheinend selbständiger Atembewegungen, halten sie aber für reflektorisch oder für Krämpfe oder erklären die am freigelegten Zwerchfell beobachteten Kontraktionen für sekundäre Zuckungen, durch elektrische Einwirkung des Herzens auf den *N. phrenicus* veranlaßt, oder vergleichen sie mit den rhythmischen Zuckungen absterbender Intercostalmuskeln und abgeschnittener Insektenbeine.

---

[1]) J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *Nervus vagus*. Berlin 1862, S. 217 u. 218. — [2]) Derselbe, a. a. O., S. 31 u. 163; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. **23**, 71, 1886. — [3]) A. Mosso, Reale Accademia dei Lincei 1884/85, anno 282, p. 25; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, Suppl., S. 68 ff. — [4]) P. Rokitansky, Wien. med. Jahrbücher 1874, S. 30; v. Schroff, ebenda 1875, S. 324. — [5]) O. Langendorff, a. a. O. 1880. — [6]) L. Fredericq, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, Suppl., S. 51; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **92**, 328, 1885; **97**, 163, 1888; M. Schiff, Archives des sciences phys. et natur. **16** (3), 596, 1886; Gesammelte Beiträge zur Physiologie **1**, 1, Lausanne 1894; H. Girard, Recherches sur l'appareil respiratoire central. Genève et Bâle 1891; H. Kronecker, Deutsche med. Wochenschr. 1887, Nr. 36/37; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. **23** (1886); Mitt. d. Naturf. Ges. in Bern 1889, S. 59; J. Gad, a. a. O.; F. A. Kehrer, Zeitschr. f. Biol. N. F. **10**, 450, 1893; R. Arnheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1894, S. 1; M. Lewandowsky, ebenda 1896, S. 483.

Die Wahrheit ist, daß es sich um zweifellose, automatische, geordnete Atembewegungen handelt, die in mehr oder weniger gleichmäßigem Rhythmus oft in langen Reihen einander folgen, und die auch in den Fällen, in denen Strychnin angewendet wird, nichts mit reflektorischen Krämpfen zu tun haben.

Mehrere Jahre nach mir hat Wertheimer am erwachsenen Hunde ohne Zuhilfenahme von Vergiftung nach Abtrennung des Kopfmarkes spontane, rhythmische Atmungen erhalten. Er hat die künstliche Atmung lange, zuweilen 4 bis 5 Stunden, fortgesetzt, ehe die spontane erschien; diese war sehr frequent und wenig regelmäßig und konnte, einmal erwacht, lange Zeit andauern. Bei vorher abgekühlten Tieren kehrte die Atmung oft schon unmittelbar nach der *Sectio bulbi* zurück[1]).

In letzter Zeit hat Mosso bei Katzen, die er nach der Abtrennung der Oblongata unter künstlicher Respiration im warmen Bade hielt, ebenfalls das Auftreten spinaler Atembewegungen beobachtet. Er hat ferner wahrscheinlich gemacht, daß die sog. Terminalatmungen des erstickenden Tieres lediglich spinaler Natur sind[2]).

6. Von den Verteidigern des bulbären Atemzentrums ist betont worden, daß einseitige Durchschneidung des Markes dicht unter der Calamusspitze die Atembewegungen der gleichen Körperseite dauernd aufhebe[3]). Dies ist jedoch nur manchmal der Fall; andere Male fehlt entweder jeder Stillstand oder er ist nicht bleibend. Ein Einwand gegen das Bestehen selbständiger spinaler Atemzentren ist also aus diesen Versuchen nicht herzuleiten. Allerdings können sie auch nicht als Beweis für deren Existenz dienen[4]).

Aus den hier angeführten Beobachtungen geht hervor, daß die vom Kopfmark isolierten spinalen Ursprungszentren des Zwerchfells und der Rippenheber automatisch tätig sein können.

Da die Annahme eines den Ausgangspunkt der Atmungsinnervation darstellenden bulbären Zentrums in erster Linie sich auf die angebliche Tatsache stützt, daß Zerstörung des Kopfmarkes oder Abtrennung desselben vom Rückenmark alle Atembewegungen sofort und für immer aufhebt, so ist damit der Grundpfeiler der Legallois-Flourensschen Lehre erschüttert.

Eine andere Frage ist, ob die Koordination der Atembewegungen die Existenz eines einheitlichen, den Segmentalzentren der Atemnerven übergeordneten Zentrums erfordert. Die von Mosso bewiesene relative Unabhängigkeit der einzelnen am Atmungsakt beteiligten Bewegungen voneinander macht das Bestehen eines solchen Apparates nicht gerade wahrscheinlich. Die weiteren, im Vorangehenden angeführten Beobachtungen und Betrachtungen haben gezeigt, daß selbst, wenn immer eine tadellose Koordination bestände, dies ein eigenes koordinierendes Zentrum nicht erfordern würde.

Anstatt mit einem monarchischen Staatswesen, dessen Oberhaupt alle die Fäden der Einzelregierungen in der Hand hält, vergleiche ich den zentralen Atmungsapparat mit einer föderativen Republik, deren einzelne, für sich bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängigen Glieder durch ein inneres Band zu gemeinsamen Zielen vereinigt sind.

Danach würden die einzelnen Segmentalzentren der Atmungsmuskeln, die nichts anderes sind als die entsprechenden Teile der Kerne des *N. facialis*,

[1]) E. Wertheimer, Journ. de l'anat. et de la physiol. **22**, 458, 1886; **23**, 567, 1887; Archives de physiol (5. sér.) **1**, 761, 1889. — [2]) A. Mosso, Rendiconti R. Accademia dei Lincei vol. **12** (2. sem.), ser. 5, fasc. 11, p. 535 u. fasc. 12, p. 585, 1903. — [3]) M. Schiff, Pflügers Arch. **4**, 225, 1871; M. Marckwald, The movements of respiration etc., London 1888, p. 149. — [4]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 397; F. W. Mott, Journ. of Physiol. **12**, V, 1891; Philos. Transact. **183** B., 1.

N. vagus, N. phrenicus, der Intercostalnerven usw., nur durch ein funktionelles Band zusammengehalten sein, würde das Atmungszentrum somit einen physiologischen Begriff, keine anatomische Einheit darstellen.

Vielleicht ist einer der Kerne durch besonders hohe Erregbarkeit oder besonders starke Entwickelung der Atemreize ausgezeichnet und bildet deshalb in der Regel den Ausgangspunkt der Erregung. Dieser Kern könnte der des Vagus sein, der durch seine anatomischen Beziehungen vielleicht zentripetalen, seine Erregbarkeit dauernd erhöhenden Einflüssen ganz besonders ausgesetzt ist. Insofern wäre dieser dann der führende Teil des Atemzentrums, aber doch, was ich besonders betonen möchte, himmelweit verschieden von dem, was die Anhänger der Flourensschen Lehre als führendes Atemzentrum bezeichnen: er wäre nur ein *primus inter pares.*

In dieser Auffassung läge eine Versöhnung der widerstreitenden Ansichten über die Bedeutung des Kopfmarkes für die Atmung. Mit ihr könnten sich auch diejenigen Forscher einverstanden erklären, die betonen, daß in der Regel die Zerstörung des unteren Kopfmarkes die Atmung aufhebt, und dem bei solchen Operationen meiner Meinung nach stark ins Gewicht fallenden Shock der distalen Nervenzentren eine nur geringe Bedeutung zuerkennen wollen.

Mit dieser Anschauungsweise wären auch die Befunde von Großmann vereinbar, denenzufolge jeder der drei nach ihm das Atemzentrum zusammensetzenden Nervenkerne (Thorax-, Vagus- und Facialiskern) einzeln zur Abgabe rhythmischer Impulse im allgemeinen zwar nicht befähigt ist, es aber bleibt, solange er noch mit einem der beiden anderen Kerne im Zusammenhang steht[1].

Die Untersuchungen über das Atemzentrum haben in erster Linie das Inspirationszentrum berücksichtigt. Erfolgt die Ausatmung lediglich passiv, so bedarf man offenbar der Annahme eines eigenen Exspirationszentrums nicht. Für die aktive Exspiration soll nach den einen ein nur reflektorisches, nach den anderen ein automatisches Zentrum bestehen. Wo es liegen soll, wird nur vermutungsweise angegeben; Gad und Arnheim verlegen es in die *Medulla oblongata*[2]. Indessen setzt es sich höchstwahrscheinlich nur aus den Nervenkernen der bei der Exspiration beteiligten Muskeln zusammen, liegt also seinem überwiegenden Teile nach im Rückenmark.

Ebensowenig wie für dieses Zentrum ist der bulbäre Zentralsitz für die Bewegungen des Erbrechens, Hustens, Niesens, Gähnens usw. erwiesen. Eigene Koordinationsapparate für diese Reflexe anzunehmen, ist durchaus überflüssig.

Die vorangehenden Angaben über das Atemzentrum beziehen sich auf das der Säugetiere. Mutatis mutandis werden sie auch für das der Vögel Geltung haben. Über die Automatie der spinalen Respirationszentren bei den Reptilien liegen bisher nur wenige, nicht übereinstimmende Mitteilungen vor. Beim Frosch befindet sich das Atemzentrum ausschließlich im Kopfmark; denn von hier entspringen die beteiligten Nerven (Trigeminus und Vagus). Ein Schnitt, der die

[1]) M. Großmann, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **98** (3), 385, 1889; S. Exner, Entwurf zu einer physiol. Erklärung der psychischen Erscheinungen, Leipzig u. Wien 1894, S. 80; A. Kreidl, Pflügers Arch. **74**, 181, 1899. — [2]) J. Gad, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 388 u. 1893, S. 183; R. Arnheim, a. a. O., S. 33; M. Lewandowsky, a. a. O., S. 487.

beiden Kerne dieser Nerven voneinander trennt, hebt nach Schrader die Atembewegungen auf; doch konnte beobachtet werden, daß nach Zerstörung eines derselben der andere noch rhythmische Bewegungen veranlaßte [1]). Bei den Knochenfischen soll das Atemzentrum in der den proximalen Teil der Rautengrube überspannenden Brücke gelegen sein [2]).

Bei vielen Arthropoden, und zwar bei solchen, bei denen die Metamerie des Zentralnervensystems noch nicht durch weitgehende Verschmelzung von Bauchmarkganglien verwischt ist, ist der strikte Nachweis zu führen, daß der Teil der Ganglienkette, der den bei der Atmung beteiligten Nerven zum Ursprung dient, das Atemzentrum enthält, ja daß bei gewissen Formen jedes atmende Körpersegment sein eigenes autonomes Atemzentrum im zugehörigen Ganglion besitzt. So liegt bei gewissen Krebstieren (Idothea, Limulus) das Zentrum für die respiratorischen Bewegungen des abdominalen Kiemenapparates in den abdominalen Ganglien [3]). Bei den Libellenlarven werden die zur Wasseratmung dienenden Bewegungen der Rectalpumpe von den entsprechenden hinteren Abschnitten des Bauchmarkes innerviert [4]). Bei den ausgebildeten Libellen (Fig. 61) setzt nicht allein das abgetrennte Abdomen seine Atembewegungen fort, sondern es atmen auch isolierte Hinterleibsegmente, sofern sie mit dem entsprechenden Ganglion in Verbindung geblieben sind [5]). Das Atemzentrum ist hier sozusagen das Ideal eines aus autonomen Segmentalzentren bestehenden, geordnet arbeitenden rhythmisch-automatischen Zentralapparates.

Fig. 61.



Bauchmark einer Libelle. Die Abbildung zeigt die Segmentalzentren der einzelnen Abdominalsegmente. (Mit Benutzung einer Fig. von V. Graber.)

2. Die Automatie des Atemzentrums.

Legallois, Bell, Flourens haben das „primum mobile“ der Atmung in das Kopfmark verlegt, über die Natur seiner Tätigkeit sich aber nicht näher geäußert. Joh. Müller erklärte sie für eine automatische und trat dadurch in Gegensatz zu M. Hall, der die Atmung als einen durch die *Nn. vagi* vermittelten, durch den Willen geregelten und kontrollierten Reflexakt ansah [6]). Eine reflektorische Tätigkeit des Atemzentrums haben auch, und zwar unter Berücksichtigung nicht nur der Vagi, sondern auch der sensiblen Nerven der Haut und anderer Organe, Volkmann [7]), Vierordt [8]), v. Wittich [9]), Schiff [10]) angenommen; seine Automatie hat besonders Rosenthal [11]) verteidigt. Er sah die Atembewegungen des Kaninchens fortdauern,

---

[1]) M. E. G. Schrader, Pflügers Arch. **41**, 89, 1887. — [2]) Flourens, Système nerveux, p. 432; J. Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems usw., 2. Abteil., Braunschweig 1888, S. 34. — [3]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1888, S. 284; J. H. Hyde, Journ. of Morphology **9**, 431, 1894; J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie usw., Leipzig 1899, S. 71 u. 72. — [4]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **22**, 168, 1880. — [5]) F. Plateau, Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes, Bruxelles 1884, p. 118 (dort auch ähnliche Angaben früherer Autoren); O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, S. 80. — [6]) Marshall Hall, Abhandlungen über das Nervensystem. Aus d. Engl. v. G. Kürschner, Marburg 1840, S. 87 ff. — [7]) W. Volkmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1841, S. 342. — [8]) K. Vierordt, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. **2**, 912, 1844. — [9]) W. v. Wittich bei E. Rach, Quomodo medulla oblongata, ut respirandi motus efficiat, incitatur. Diss. Königsberg 1863 und Virchows Arch. f. pathol. Anat. usw. **27**, 322. — [10]) M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. des Menschen, Lahr 1858/59, S. 413; Ges. Beitr. zur Physiol. **1**, 42, 1894. — [11]) J. Rosenthal, Hermanns Handbuch d. Physiol. **4** (2), 269 ff., 1882.

nachdem das Rückenmark am 7. Halswirbel, das Gehirn in der Vierhügelgegend, alle hinteren Wurzeln am Halsteil des Rückenmarks und beide Vagi durchschnitten waren. Die Verteidiger der reflektorischen Funktion des Atemzentrums hatten angenommen, daß die Kohlensäure des Blutes die zentripetalen Nerven errege. Rosenthal glaubte, daß der „Blutreiz" direkt auf das Atemzentrum des Kopfmarks wirke, und sah diese Ansicht dadurch bestätigt, daß am apnoisch gemachten Tiere Verschluß der Kopfarterien Atembewegungen hervorrief.

Später habe ich, und fast gleichzeitig auch Schrader und Knoll, Versuche an Fröschen angestellt, aus denen hervorging, daß das von fast allen sensiblen Einflüssen isolierte Atemzentrum fortfährt, seine Antriebe den Atmungsmuskeln zuzusenden[1]). Ich entfernte beim Frosch Großhirn und Mittelhirn, durchschnitt das Mark im oder dicht hinter dem Atlas, zerstörte den distalwärts von diesem Schnitt gelegenen Teil des Rückenmarks und fügte dazu noch die Fortnahme der Lungen und des Herzens. Dennoch blieben die Atembewegungen des Mundbodens, der Nasenlöcher und der Stimmritze erhalten. Auch Knoll vermochte Frösche nach Isolation des Kopfmarks durch mehrere Tage atmend am Leben zu erhalten.

Als neuester Verteidiger der Reflexnatur der rhythmischen Atembewegungen, wenn auch mit einem gewissen Vorbehalt, tritt Marckwald auf[2]).

Er durchschnitt bei Kaninchen das Kopfmark in der Höhe der *Tubercula acustica* und sah danach die Atmung regelmäßig weitergehen. Fügte er zu dieser Operation aber die Durchschneidung der *N. vagi* hinzu, so änderte sich der Atemmodus in auffallender Weise: es traten Inspirationskrämpfe von kürzerer oder längerer Dauer (bis $1^3/_4$ Minuten und darüber) auf, die mit aktiven oder passiven Exspirationen abwechselten. Durchschneidung des Rückenmarks in der Höhe des letzten Halswirbels, der *Plexus brachiales* und *cervicales* und der *Nn. glossopharyngei* brachte weitere Änderungen des Bildes nicht hervor. Aus diesen Versuchen schloß Marckwald, daß die normale rhythmische Atmung ein vornehmlich durch die Vagi vermittelter reflektorischer Akt sei. Fallen die Vagi fort, so decken ihren Ausfall die „oberen Hirnbahnen", d. h. die höheren Sinnesnerven, der Trigeminus u. a. Fehlen beiderlei Impulse, so vermag das nunmehr nur noch automatisch tätige Zentrum sich lediglich in der Erregung arhythmischer Atemkrämpfe zu äußern.

Wie wenig indessen die von Marckwald erhobenen Befunde eine Verallgemeinerung zulassen und wie irrtümlich die daraus gezogenen Schlüsse sind, haben übereinstimmend die Untersuchungen von Loewy[3]) und die von Franck und mir[4]) gezeigt.

Wir wiesen nach, daß das isolierte Atemzentrum des Kaninchens und der Katze nicht nur automatische Tätigkeit zu entfalten, sondern auch eine fast normale Atemrhythmik zu unterhalten vermag. Die Atemkrämpfe erkannten wir als eine nebensächliche und in ihrer Stärke und Dauer schwankende, zuweilen sogar fehlende Folge der Hirnverletzung. Ihr Ausbleiben bei Unversehrtheit der Vagi erklärte sich aus der regulatorischen Tätigkeit dieser Nerven.

Da auch Loewy dartun konnte, daß das isolierte, von allen sensiblen Verbindungen losgelöste Atemzentrum der Säugetiere eine rhythmische und vom Blutreiz in normaler Weise abhängige Tätigkeit zu entfalten vermag, so dürfen wir die Frage, ob eine Automatie des Atemzentrums besteht oder

---

[1]) O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 285; M. E. G. Schrader, Pflügers Arch. **41**, 89, 1887; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **95** (3), 1887. — [2]) M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. **23**, 1887, S. 54 d. Sonderabdruckes u. sp. — [3]) A. Loewy, Pflügers Arch. **42**, 245, 1888. — [4]) C. Franck u. O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1888, S. 286.

nicht, für Kaltblüter und Säugetiere im bejahenden Sinne beantworten; auch den späteren Bestrebungen, die Richtigkeit der Marckwaldschen Auffassung durch unblutige Abtrennung der Oblongata (Paraffineinspritzung in die Hirngefäße) zu erweisen, werden wir keine größere Beweiskraft gegen diese Auffassung zuzuerkennen genötigt sein [1]).

Zur Stütze der nicht reflektorischen Arbeitsweise des Atemzentrums kann auch die Erfahrung dienen, daß in der Asphyxie nicht selten die Reflextätigkeit früher erlischt als die Atembewegungen [2]).

III. Beziehungen des Zentralorgans zur Blutbewegung.

1. Gefäßtonus und vasomotorische Zentren [3]).

Seit den Arbeiten von Ludwig und seinen Schülern verlegt man in das Kopfmark einen alle Gefäßnerven des Körpers zusammenfassenden Zentralapparat, das Gefäßnervenzentrum oder vasomotorische Zentrum. Nachdem schon Schiff (1855) die Existenz eines solchen vermutet hatte, wiesen Ludwig und Thiry (1864) nach, daß gewisse kurz zuvor von v. Bezold beschriebene Erscheinungen (Sinken des arteriellen Blutdruckes nach Abtrennung der *Med. oblongata*, Steigen desselben bei Reizung des Halsmarkes) durch das Vorhandensein eines tonisch tätigen vasomotorischen Zentrums im Kopfmark erklärt werden müssen. Sie zeigten ferner, daß dasselbe auch reflektorisch erregt werden kann [4]). Mit der näheren Lokalisierung dieses Zentrums haben sich später in Ludwigs Laboratorium Owsjannikow und Dittmar beschäftigt. Indem sie durch systematische Schnittreihen die Oblongata quer durchteilten und dabei die Höhe des Blutdruckes und deren reflektorische Beeinflußbarkeit kontrollierten, gelangten sie zur Feststellung einer oberen und einer unteren Grenze. Nach Dittmar reicht das Zentrum (beim Kaninchen) ungefähr vom unteren Rande des *Corpus trapezoides* bis etwa 3 mm über die Spitze des *Calamus scriptorius*, liegt also etwa im Ursprungsgebiet des *N. facialis*. Es ist bilateral und soll dem Seitenstrangkern (Antero-lateral-nucleus von Clarke) entsprechen [5]).

Die tonische Tätigkeit des Gefäßnervenzentrums darf, da bis jetzt ihre Entstehung durch afferente Einflüsse nicht nachgewiesen ist, als eine automatische bezeichnet werden. Sie macht sich derart geltend, daß sie die Ringmuskeln der Arterien in einer gewissen mittleren Zusammenziehung erhält. Abtrennung des Kopfmarkes bewirkt demnach allgemeine Gefäßerweiterung. Der Blutdruck sinkt dabei sehr erheblich, doch niemals auf Null; Stricker

---

[1]) M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. **26**, 260, 1890; L. Asher u. Fr. Lüscher, ebenda **38**, 499, 1899. — [2]) A. Mosso, Accad. dei Lincei **12**, 594, 1903. — [3]) Vulpian, Leçons sur l'appareil vaso-moteur, Paris 1875; A. Dastre et J. P. Morat, Recherches expérimentales sur le système nerveux vasomoteur, Paris 1884; R. Tigerstedt, Lehrb. der Physiol. des Kreislaufes, Leipzig 1893, S. 516 bis 541. — [4]) M. Schiff, Unters. z. Physiol. d. Nervensystems, Frankfurt a. M. 1855, S. 198; K. Ludwig und L. Thiry, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **49**, 421, 1864; A. v. Bezold, Unters. über die Innervation des Herzens **2**, 273, Leipzig 1863. — [5]) Ph. Owsjannikow, Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Abteil., 1871; C. Dittmar, ebenda 1873. Ähnlich C. Eckhard, Beitr. z. (Anat. u.) Physiol. **7**, 81, 1876 (1873).

sah ihn bei curarisierten Hunden bis auf etwa 40 mm Hg, bei chloroformierten nur auf 70 bis 80 mm Hg sinken; nach Ustimowitsch betrug bei einem Hunde der Blutdruck vor der Halsmarkdurchschneidung 129 bis 140, zwei Stunden nachher 36 bis 41 mm Hg [1]). Lassen schon diese Beobachtungen darauf schließen, daß auch innerhalb des Rückenmarks tonisch wirksame Gefäßzentren liegen müssen, so wird dieser Schluß durch zahlreiche weitere Erfahrungen bestätigt [2]).

Legallois hatte gefunden, daß bei geköpften Kaninchen der Blutlauf eine Zeitlang gut erhalten bleiben kann, wenn man künstliche Atmung einleitet, daß er aber sofort stockt, wenn dazu die Zerstörung des Rückenmarkes ausgeführt wird, und hatte daraus geschlossen, daß das Herz seine Kraft aus dem Rückenmark schöpfe. Erst Goltz gab die richtige Deutung, indem er das Erliegen der Zirkulation auf die gänzliche Lähmung der Gefäße zurückführte. In der Tat sieht man den durch Abtrennung des Kopfmarkes bereits herabgesetzten Blutdruck noch weit tiefer absinken, wenn man dazu das Rückenmark zerstört. Hat sich beim Hunde nach einer im untersten Brustmark vorgenommenen Markdurchschneidung nach längerer Zeit der Gefäßtonus in den hinteren Extremitäten wiederhergestellt, so geht er aufs neue verloren, und die Gefäße werden wieder weiter, wenn man das Lendenmark ausbohrt.

Die spinalen Gefäßnervenzentren werden ähnlich wie die der Oblongata durch Dyspnoe, sowie reflektorisch durch Reizung der Körperoberfläche in erhöhte Tätigkeit versetzt. Am sichersten konstatiert man diese Wirkungen (beim Kaninchen) nach unblutiger Ausschaltung des Gehirns durch Unterbindung oder Embolisierug der Kopfgefäße. Auch depressorische Erfolge afferenter Reize lassen sich noch bei isoliertem Rückenmark beobachten und sind, wie auch beim unversehrten Tiere, wahrscheinlich in erster Linie auf eine Hemmung des zentralen (hier spinalen) Gefäßtonus zu beziehen. Endlich kann man auch noch nach Fortnahme der Oblongata jene Traube-Heringschen Blutdruckwellen beobachten, die man als periodische, vom Atemzentrum abhängige Schwankungen des vasomotorischen Tonus gedeutet hat [3]).

Mehrfach hat man auf die verhältnismäßige Geringfügigkeit oder den späten Eintritt dyspnoischer und reflektorischer Wirkungen an den spinalen Gefäßzentren hingewiesen und in der Promptheit und Stärke des Erfolges eine charakteristische Eigenschaft des bulbären Hauptzentrums erkennen wollen. Ob solche Unterschiede auch bestehen, wenn der Shock des operativen Eingriffs gänzlich vorübergegangen ist und der volle spinale Tonus sich wiederhergestellt hat, ist noch nicht untersucht.

Was die Lage der spinalen Gefäßnervenzentren anlangt, so ist durch die Untersuchungen von Gaskell und Langley der anatomische wie experimentelle Nachweis geführt, daß die vom Rückenmark entspringenden und in den Sympathicus übertretenden Nervenfasern samt und sonders in den weißen *Rami communicantes* aller Dorsalnerven und der ersten vier bis fünf

---

[1]) S. Stricker, Wien. med. Jahrb. 1886, S. 1; Ustimowitsch, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 186. — [2]) Fr. Goltz, Arch. f. pathol. Anat. **29**, 403, 1864; Pflügers Arch. **8**, 482, 1874; Kowalewsky u. Adamük, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1868, S. 582; M. Nußbaum, Pflügers Arch. **10**, 374, 1875; W. Schlesinger, Wien. med. Jahrb. 1874, S. 1; R. Heidenhain (mit R. Kabierske) Pflügers Arch. **14**, 518, 1877; B. Luchsinger, ebenda **16**, 518, 1878; Konow und Stenbeck, Skandin. Arch. f. Physiol. **1**, 403, 1889; L. Asher u. Fr. Lüscher, Zeitschr. f. Biol. **38**, 526, 1899. — [3]) B. Luchsinger, a. a. O.; E. Wertheimer, Arch. de physiol. 1889, p. 388.

Lumbalnerven enthalten sind. Unter ihnen befinden sich auch die zur Versorgung der verschiedenen Körpergebiete bestimmten Vasomotoren. Da es wahrscheinlich ist, daß die Austrittssegmente dieser Fasern zugleich ihre Ursprungssegmente sind, so kann man sagen, die spinalen Gefäßzentren liegen innerhalb des ersten Dorsal- bis vierten oder fünften Lumbalsegmentes. Dies gilt für die Katze und ähnlich auch für den Hund; beim Menschen reicht die untere Grenze vermutlich nur bis zum zweiten und dritten Lumbalsegment.

Im ersten bis fünften (am meisten im zweiten und dritten) Brustnerv verlaufen die Gefäßnerven für den Kopf, vom vierten bis neunten für die vordere Extremität, vom 11. oder 12. Brustnerv bis zum dritten oder vierten Lendennerv die für die hintere Extremität bestimmten. Die Lungenvasomotoren sollen nach Bradford und Dean in der zweiten bis siebenten, hauptsächlich in der dritten bis fünften, nach François-Franck besonders in der zweiten und dritten Dorsalwurzel enthalten sein. Doch wird deren Existenz überhaupt bestritten. Die Gefäßnerven für die Baucheingeweide treten vom fünften Brust- bis zum dritten Lendennerv heraus[1]).

In den entsprechenden Rückenmarksabschnitten liegen somit die segmentalen vasomotorischen Zentren, in ihrer Gesamtheit durch ihren Tonus für den Blutkreislauf von wesentlicher Bedeutung, als Einzelzentren durch ihre reflektorischen Beziehungen die Blutverteilung lokal regulierend und beherrschend, alle aber, wenigstens nach der gegenwärtig herrschenden Ansicht, dem allgemeinen im Kopfmark gelegenen Zentrum untergeben.

Bei der Abschätzung ihrer Leistungen darf aber eines nicht übersehen werden. Als Goltz und Ewald beim Hunde den größten Teil des Rückenmarkes, vom unteren Halsmark bis einschließlich des Sacralmarkes, entfernt hatten, stellte sich allmählich der anfangs verloren gegangene Tonus der Blutgefäße wieder her[2]). Schon früher hatte man beobachtet, daß auch in den Gefäßen eines Gliedes, dessen Nerven man durchschnitten hat, der Tonus allmählich wiederkehrt. Entweder müssen also in den Blutgefäßen selbst bzw. in ihrer Nähe periphere Gefäßzentren bestehen, oder es muß die Gefäßmuskulatur von sich aus tonisch tätig sein können. Die Frage ist nur, ob man außer diesem peripherischen Tonus einen cerebrospinalen überhaupt noch anerkennen solle. Ich glaube nicht, daß man so weit gehen darf, ihn zu leugnen und mit Goltz und Ewald den nach der Ausrottung des Rückenmarkes und selbst nach Durchschneidung eines Nerven eintretenden Tonusverlust für Shockerscheinungen zu erklären; doch kann an dieser Stelle auf eine genauere Erörterung dieser Frage nicht eingegangen werden. Die Bedeutung der reflektorischen Wirksamkeit der spinalen Gefäßzentren bleibt von dieser Streitfrage unberührt. Fehlt das Rückenmark, so fehlt damit jede Möglichkeit, entfernte Gefäßgebiete reflektorisch zu beeinflussen, wenn auch örtliche Reize ähnlich wie bei unversehrten Tieren auf die Gefäßweite wirken.

---

[1]) W. H. Gaskell, Journ. of Physiol. **7**, 1, 1886; J. N. Langley, Ergebnisse d. Physiol. (herausg. v. Asher u. Spiro), II. Jahrgang. (2) 1903, S. 818 (woselbst die früheren Arbeiten angeführt sind); J. R. Bradford, Journ. of Physiol. **10**, 358, 1889; W. M. Bayliss und J. R. Bradford, ebenda **16**, 10, 1894; J. R. Bradford und H. P. Dean, ebenda p. 34; Ch. A. François-Franck, Arch. de physiol. **7**, 744 u. 816, 1895; François-Franck et L. Hallion, ebenda **8**, 478, 908, 923, 1896 und **9**, 434, 448, 661, 1897. Nach Biedl (Wien. klin. Wochenschr. 1895, Nr. 52) sollen die in den Splanchnicus übergehenden Vasomotoren vom sechsten Hals- bis fünften Brustnerven austreten. Längere Zeit nach der Durchschneidung der Splanchnicus fand Biedl in der entsprechenden Markregion die Nervenzellen des Seitenhorns bzw. der lateralen Teile des Vorderhorns atrophiert. — [2]) Fr. Goltz und J. R. Ewald, Pflügers Arch. **63**, 388, 1896.

Da efferente Gefäßerweiterungsnerven existieren, so bestehen vermutlich auch Zentren, aus denen sie hervorgehen und in denen sie möglicherweise reflektorisch beeinflußt werden können. Einen tonischen Einfluß scheinen diese nicht zu üben. Wie weit die reflektorische Gefäßdilatation die Wirkung der Dilatatoren in Anspruch nimmt, wie weit sie allein durch Hemmung des Constrictorentonus zu erklären ist, kann noch nicht als entschieden angesehen werden. Vielleicht handelt es sich hierbei um antagonistische Reflexe, indem gleichzeitig die Gefäßerweiterer erregt und die Verengerer gehemmt werden.

Wo die Zentren der Dilatatoren ihren Sitz haben, ist noch ganz unklar. Manche glauben, daß sie im Kopfmark liegen, andere wollen sie auch dem Rückenmark zuerkennen; wahrscheinlich liegen sie dort, wo auch die Constrictorenzentren gelegen sind.

2. Regulationszentren des Herzens[1]).

Durch Vermittelung der *Nervi vagi* übt das Kopfmark einen tonisch hemmenden Einfluß auf die Herztätigkeit aus (Vagustonus). Werden die Vagi durchschnitten, so fällt dieser Einfluß fort, und das Herz schlägt schneller[2]).

Bei Tieren, die wie die kleinen Säugetiere und Vögel einen sehr frequenten Herzschlag haben, ist der Erfolg der Vagusdurchschneidung nicht so deutlich, aber doch immerhin nachweisbar. Die Behauptung, daß das ausreichend atmende oder künstlich ventilierte Tier gar keinen Vagustonus erkennen lasse (Landois), ist entschieden irrtümlich[3]). Eine energische künstliche Atmung vermag freilich durch die damit verbundene Reizung der Lungenvagi eine zentripetale Hemmung des Tonus herbeizuführen; doch darf das unter diesen Umständen beobachtete Ausbleiben der Pulsbeschleunigung bei der Vagusdurchschneidung nicht für normal gehalten werden. Beim Frosch ist ein Vagustonus allerdings nicht nachzuweisen. Ebenso fehlt er bei neugeborenen Säugetieren und bildet sich wahrscheinlich auch beim Menschen erst innerhalb der ersten Wochen des extrauterinen Lebens aus. Weder Vagusdurchschneidung noch Atropinvergiftung hat bei Neugeborenen eine Steigerung der Schlagzahl des Herzens zur Folge, und die hier vorhandene hohe Frequenz des Herzschlages ist wohl auf diese Atonie des Vaguszentrums zurückzuführen. Die Fähigkeit, den Herzschlag zu hemmen, fehlt indessen dem Vagus der Neugeborenen keineswegs[4]).

Der am meisten verbreiteten Auffassung zufolge ist der Tonus des Vaguszentrums automatischer Natur. Bernstein[5]) hat die Ansicht verteidigt, daß er reflektorischen Ursprungs sei. Hatte er das Halsmark zwischen dem dritten und vierten Wirbel durchschnitten, so bewirkte Durchtrennung der Vagi keine Zunahme der Herzfrequenz. Doch ist fraglich, ob diese Beobachtung nur eine solche Deutung erfahren kann.

Der Sitz des herzhemmenden Vaguszentrums ist zweifellos das Kopfmark. Zwar soll nach manchen Beobachtern auch die Reizung anderer

[1]) R. Tigerstedt, Lehrb. d. Physiol. d. Kreislaufes. Leipzig 1893, S. 228 ff. — [2]) Daß Vagusdurchschneidung den Herzschlag beschleunigt, ist mindestens seit dem 17. Jahrhundert bekannt; die richtige Deutung aber war erst möglich, als die Brüder Weber 1845 die hemmende Wirkung einer Tetanisierung der Vagi und des Kopfmarkes entdeckt hatten. — [3]) L. Landois, Lehrb. d. Physiol., 7. Aufl., 1891, S. 804. — [4]) O. Soltmann, Jahrb. f. Kinderheilkunde. N. F. **11**, 101, 1877; O. Langendorff, Breslauer ärztl. Zeitschr. 1879, Nr. 24; B. v. Anrep, Pflügers Arch. **21**, 78, 1880. — [5]) J. Bernstein, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864, S. 614.

Hirnteile den Herzschlag hemmen können, doch dürfte es sich dabei um Erregung sensibler Bahnen handeln, die eine reflektorische Vagusreizung herbeiführt. Nach den Stichversuchen von Laborde liegt bei der Katze das Vaguszentrum etwa in der Mitte der Rautengrube, in der Nähe der aufsteigenden Trigeminuswurzel, also ziemlich weit lateral [1]).

Reflektorisch ist das Vaguszentrum von den verschiedensten zentripetalen Nerven zu beeinflussen, vor allem von denen der Baucheingeweide. Darauf beruht der Erfolg des Goltzschen Klopfversuches (Herbeiführung lange dauernden Herzstillstandes durch Beklopfen der Baucheingeweide eines Frosches). Der Versuch gelingt mit einiger Abänderung auch bei Säugetieren: wird eine hervorgeholte Darmschlinge kräftig gedrückt, so verlangsamt sich der Herzschlag. Reizung des zentralen Endes des durchschnittenen *N. splanchnicus* führt zu demselben Erfolg. Eine reflektorische Herzverlangsamung erzielt man beim Kaninchen auch leicht durch Reizung der Nasenschleimhaut mittels Ammoniak, Chloroform usw. Alle diese Erfolge fehlen nach vorhergeschickter Durchschneidung der Vagi oder Atropinvergiftung.

Eine Reizung des Vaguszentrums dürfte vorliegen bei derjenigen Verlangsamung des Herzschlages, die durch Erhöhung des intracraniellen Druckes erzeugt wird. Verminderte Pulszahl gehört zu den wichtigsten Symptomen des Hirndruckes (durch Bluterguß in die Schädelhöhle, meningitische Exsudate, intracranielle Tumoren). Es wird angenommen, daß diese Momente den Blutlauf in der Oblongata beeinträchtigen und eine dyspnoische Erregung der Kopfmarkzentren herbeiführen [2]).

Andererseits hat aber Steigerung des arteriellen Blutdruckes und die dadurch vermehrte Blutfülle des Gehirns bei intakten Vagi eine vom Zentrum ausgehende Verlangsamung des Herzschlages zur Folge — eine regulatorische Wirkung, die offenbar geeignet ist, das Gehirn vor zu starkem Blutandrang zu schützen.

Wie auf die übrigen Zentren der Oblongata und des Rückenmarkes übt auch auf das Herzhemmungszentrum einen erregenden Einfluß der veränderte Gasgehalt des Blutes, wie er sich bei behinderter Atmung findet. Die dadurch erzeugte dyspnoische Verlangsamung des Herzschlages fehlt, wenn die Vagi durchschnitten sind.

Bei Affektionen des Halsmarkes, besonders bei Frakturen der Halswirbelsäule, hat man zuweilen eine wochenlang anhaltende Herabsetzung der Herzfrequenz (auf 20 bis 36 Schläge pro Minute) beobachtet. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um eine Reizung des Kopfmarkzentrums oder der Wurzeln der Herzvagi und nicht um eine vom Halsmark direkt ausgehende Wirkung handelt [3]).

Manche nehmen an, daß im Kopfmark auch die Acceleratoren des Herzens ihr Zentrum haben; doch ist durch unzweideutige Versuche ein solches bis jetzt nicht nachgewiesen worden.

Jedenfalls ist die Herzbeschleunigung, die bei Reizung des Kopf- oder Halsmarkes nach Ausschaltung der Vagi beobachtet wird, dafür nicht beweisend;

---

[1]) Laborde, Arch. d. physiol. 1888, p. 397. — [2]) E. Leyden, Arch. f. path. Anat. 37, 550, 1866; B. Naunyn u. J. Schreiber, Über Hirndruck. Leipzig 1881, S. 12 und später. — [3]) J. M. Charcot, Klin. Vorträge über Krankheiten des Nervensystems (deutsch v. B. Fetzer). Stuttgart 1878, 2. Abt., S. 149.

denn sie könnte auf der dadurch hervorgerufenen Blutdrucksteigerung beruhen. Allerdings wird angegeben, daß der Erfolg auch nach Durchschneidung der Splanchnici eintritt, dagegen nach Entfernung des die *Nervi accelerantes* enthaltenden obersten Brust- und untersten Halsganglions ausbleibt, und dies wäre kaum anders zu verstehen, als daß wenigstens ein Teil jener Nerven seinen Ursprung vom Kopfmark herleitet oder dasselbe durchsetzt. Doch sind die vorliegenden Angaben nicht frei von Widersprüchen [1]).

Die primären Zentren der Acceleratoren liegen vermutlich in denjenigen Abschnitten des Rückenmarkes, aus denen jene zum Anschluß an das *Ganglion stellatum* austreten. Dies sind hauptsächlich die obersten Dorsalsegmente [2]). Ein Tonus scheint ihnen nicht zuzukommen.

IV. Zentren für die Bewegungen des Verdauungs-, Stimm- und Urogenitalapparates.

1. Saugen.

Das Saugen der Kinder ist ein durch die Berührung der Lippen mit der Brustwarze ausgelöster Reflexakt. Als Bewegungsnerv kommt dabei neben Facialis und motorischem Trigeminus hauptsächlich der Hypoglossus in Betracht. Erfahrungen an Anencephalen lehren, daß das ganze Gehirn mit Ausschluß des Kopfmarkes fehlen kann, ohne daß das Saugen beeinträchtigt ist. Das Zentrum liegt im Ursprungsgebiet der genannten Nerven [3]).

2. Kauzentrum.

Der Kauakt kann reflektorisch auch nach Entfernung des Großhirns angeregt werden. Das Zentrum liegt vermutlich im motorischen Trigeminuskern. Zum Schluckzentrum hat dasselbe nahe Beziehungen. Reizt man gewisse Stellen der Großhirnrinde, so entstehen bilaterale rhythmische Kaubewegungen, denen sich Schlingbewegungen anschließen. Réthi und Economo geben an, durch Reizungsversuche und durch die Untersuchung sekundärer Degeneration die von der Rinde ausgehenden Bahnen bis zu einem Koordinationszentrum verfolgt zu haben, in dem der Freßakt (Kauen und Schlucken) als Ganzes ausgelöst wird. Nach Economo liegt dasselbe im medialen Teil der vorderen Hälfte der *Substantia nigra Soemmeringi* [4]).

3. Schluckzentrum.

Die Schluckbewegung ist ein wohlkoordinierter Akt, der in der Regel willkürlich eingeleitet wird, aber einmal begonnen ohne Zutun des Willens mechanisch abläuft. Er kann auch reflektorisch herbeigeführt werden, z. B. vom *N. laryngeus superior* aus (Bidder), durch dessen andauernde Reizung

---

[1]) W. v. Bezold, Untersuchungen über die Innervation des Herzens, 1863, S. 191; M. u. E. Cyon, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1867, S. 389. — [2]) S. Stricker u. J. Wagner, Wiener med. Jahrbücher 1878, S. 363; François-Franck, Gazette hebdomad. 1879, p. 232 (zit. nach Tigerstedt, a. a. O., S. 264); J. N. Langley, Ergebn. d. Physiol., II. Jahrg. (2) 1903, S. 843. — [3]) Marshall Halls Abhandlungen über das Nervensystem (deutsch v. K. Kürschner). Marburg 1840, S. 18; C. Basch, Prager med. Wochenschrift 1894, Nr. 5 u. 6. — [4]). L. Réthi, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., 3. Abt., **102** (1896); C. J. Economo, Pflügers Arch. **91**, 629, 1902.

eine ganze Reihe von Schluckbewegungen ausgelöst werden kann. Für die normale Auslösung des Schlingaktes sind jedenfalls gewisse Schleimhautgebiete des Vagus und Glossopharyngeus von Bedeutung.

Die beim Schlucken beteiligten Bewegungsnerven gehören dem dritten Trigeminusaste, dem *N. hypoglossus*, dem Vagus und Glossopharyngeus an. Die entsprechenden Anteile der Kerne dieser Nerven bilden das Schluckzentrum.

Dasselbe liegt demgemäß im Kopfmark. Vulpian hat bewiesen, daß man einer Katze alle vor der Oblongata gelegenen Hirnteile fortnehmen kann, ohne daß das Schlucken unmöglich wird; nach Meltzer kann man bei Hunden das Mark in der Höhe der Calamusspitze durchschneiden, ohne den Schluckakt zu schädigen. Zerstörung des Kopfmarkes hebt ihn auf. Marckwald gibt an, daß er durch Ausstanzen der *Alae cinereae* die Atmung aufheben konnte, ohne das Schlucken unmöglich zu machen; aus diesen und anderen Versuchen schließt er, daß das Schluckzentrum in der Rautengrube höher liege als das Atemzentrum. Die Ansicht von Schröder van der Kolk, daß es bei Tieren in die untere Olive, beim Menschen in den entsprechenden Teil der Olive zu verlegen sei, beruht nicht auf experimentellen Erfahrungen [1]).

Der gesetzmäßige Ablauf der Schluckbewegung, bei der hintereinander die beteiligten Muskeln der Mundhöhle, die Schnürer des Pharynx, die einzelnen Abteilungen der Speiseröhre, schließlich die Cardia in Tätigkeit kommen, muß auf einer zentralen Koordination beruhen. Mosso hat nämlich gezeigt, daß Durchschneidung oder Unterbindung des Oesophagus, ja Ausschneiden eines Stückes desselben die geordnete Fortpflanzung der Schlingbewegung nicht verhindert; die Versuche von Kronecker und Meltzer haben zu demselben Ergebnis geführt [2]). Es liegt indessen kein Anlaß vor, ein besonderes Koordinationszentrum für den Schluckakt anzunehmen.

Sehr bemerkenswert ist der Einfluß, den die Tätigkeit des Schluckzentrums auf benachbarte Zentren ausübt. Man hat nicht ganz zutreffend diese Wirkungen als Irradiationen bezeichnet. Die Atmung wird gehemmt, die Herztätigkeit durch Herabsetzung des Vagustonus beschleunigt, der Blutdruck vermindert usw. Ja es kann sogar die Einleitung einer Schluckbewegung den Ablauf einer vorher bereits begonnenen aufhalten.

4. Lautbildung.

Die Bildung der Sprachlaute ist an die Unversehrtheit der Nervenkerne gebunden, aus denen die für die Artikulation in Betracht kommenden motorischen Nerven hervorgehen, also an die des Hypoglossus, Vago-Accessorius, Facialis. Bei der progressiven Bulbärparalyse leidet daher die Lautbildung in dem Maße, in dem diese Kerne erkranken. Manche nehmen an, daß das Kopfmark das Artikulationszentrum selbst enthalte, und führen mancherlei Tatsachen zugunsten dieser Auffassung an. Mit einem einzelnen Apparat dieser Art wäre aber wenig anzufangen; man müßte konsequenter Weise ein

---

[1]) Vulpian, Leçons sur la physiol. du système nerveux, Paris 1866, p. 497; S. Meltzer, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, S. 209; H. Kronecker u. S. Meltzer, ebenda, Supplbd. 1883, S. 328; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biologie 25, 1, 1889; Schröder van der Kolk, Bau u. Funktionen der *Medulla spinalis* und *oblongata* usw. (übers. von F. W. Theile), Braunschweig 1859, S. 175. — [2]) A. Mosso, Moleschotts Unters. z. Naturlehre 11, 327, 1876. S. J. Meltzer, Americ. Journ. of Physiol. 2, 266, 1899.

Artikulationszentrum für jeden Stimmlaut fordern. Die Annahme, daß das Stimmzentrum in die Oliven zu verlegen sei (Schröder van der Kolk), ist ganz unbegründet [1]).

Säugetiere, denen man Groß- und Mittelhirn fortgenommen hat, können noch schreien; auch beim Frosch liegt das Quakzentrum distalwärts von den *Lobi opticis*.

5. Zentren für Blase, Mastdarm und Geschlechtsorgane.

Im Lumbosacralmark sind reflektorisch und zum Teil auch tonisch wirksame Zentralapparate für die Bewegungsmechanismen der Beckenorgane gelegen. Von hier kommen die Nervenfasern, die aus dem Rückenmark direkt oder auf dem Umwege über den sympathischen Grenzstrang zu den unteren Abschnitten des Darmkanals, zur Harnblase, zu den inneren und äußeren Geschlechtsorganen beim männlichen und beim weiblichen Geschlecht gelangen. Auf Grund der an den Wurzeln der entsprechenden Spinalnerven vorgenommenen Reizungen, der Ergebnisse der experimentellen Isolation einzelner Markabschnitte, endlich auch der klinischen Erfahrungen am Menschen hat man den segmentalen Sitz dieser Zentren festzustellen gesucht. Die Bestimmungen können indessen nach der Natur der Sache nur annähernde sein; besonders ist es immer zweifelhaft, ob der wahre Ursprung und damit das nächste Zentrum tatsächlich in demjenigen Segment liegt, aus dem die entsprechenden Motoren heraustreten. Meistens wird es in einem proximaleren Gebiete liegen; um wieviel höher, bleibt aber immer fraglich.

Den in diesen Partien des Rückenmarkes nachgewiesenen Zentralapparaten hat man mit Budge den Namen eines *Centrum vesico-spinale*, *Centrum ano-spinale* und *Centrum genito-spinale* gegeben. Die Ansichten über deren Bedeutung für den Vollzug der damit gekennzeichneten Verrichtungen haben sich wesentlich modifizieren müssen, nachdem durch Goltz und Ewald der Nachweis geführt worden war, daß diese im wesentlichen in einem für die Erhaltung des Organismus ausreichenden Maße auch dann noch zustande kommen können, wenn das ganze Rückenmark mit Ausschluß seines obersten Abschnittes vollständig entfernt ist. Beweisen nun aber diese Beobachtungen auch, daß dem sympathischen Nervensystem auch beim Säugetier eine bis dahin ungeahnte Selbständigkeit gegenüber dem cerebrospinalen zukommt, so muß doch beachtet werden, daß die Beziehungen jener vegetativen Funktionen zum Rückenmark doch insofern von großer Wichtigkeit sind, als sie einerseits den anregenden und regulatorischen Einfluß des Gehirns auf jene vermitteln, andererseits den mannigfaltigen und gewiß nicht gleichgültigen Einwirkungen der ganzen sensiblen Körperperipherie auf die vegetativen Leistungen einen Angriffspunkt geben.

a) Harnentleerung.

Die motorischen Nerven der Blase verlassen auf zwei Wegen das Rückenmark. Der erste davon geht bei der Katze nach den im wesentlichen auch von anderen Untersuchern bestätigten Angaben von Nawrocki und Skabitschewsky

[1]) A. Kußmaul, Die Störungen der Sprache. Leipzig 1877, S. 65 ff.

durch die 4. und 5. vordere Lumbalwurzel, um über den Grenzstrang des Sympathicus und das *Ganglion mesentericum inferius* den *Plexus hypogastricus* zu erreichen. Der zweite Weg führt durch die 2. und 3. vordere Sacralwurzel über die sogenannten *Nervi erigentes* direkt zu jenem Plexus. Den durch die Ursprünge jener Nervenwurzeln bezeichneten Rückenmarkspartien scheint die Lage des spinalen Reflexzentrums für die Blasenentleerung zu entsprechen. Die genannten Forscher glauben, daß dasselbe zwischen dem 2. und 5. Lendenwirbel liege; auf Grund systematischer Schnittversuche hat auch Stewart die obere Grenze des Zentrums in die Nähe der Austrittsstelle der 2. Lumbalwurzel verlegt; aber die untere Grenze ist durchaus unsicher [1]). Jedenfalls reicht sie in das Sacralmark hinein. Auf Grund klinischer Beobachtungen wird angenommen, daß sich beim Menschen das „Blasenzentrum" etwa vom 2. bis 4. Sacralsegment erstrecke. Damit ist allerdings der auch hier wahrscheinlichen lumbalen Quelle der Blasennerven nicht Rechnung getragen; aber es ist zu beachten, daß nach den Versuchen von Langley und Anderson die von den Lendenwurzeln zu erzielenden Blaseneffekte überhaupt nur unbedeutend sind.

Durch Vermittelung dieses Zentrums vermögen alle oder fast alle sensiblen Nerven des Körpers auf die Blasenmuskulatur zu wirken, vor allem aber auch von den sensiblen Nerven der Harnblase diejenigen, die in der 2. und 3. hinteren Sacralwurzel zum Rückenmark gelangen [2]). Die Angabe, daß die nicht der Blase angehörenden Empfindungsnerven Blasenreflexe nur unter Mitwirkung des Gehirns hervorrufen können, ist sicher nicht richtig; denn auch nach Durchschneidung des Rückenmarkes oberhalb des Lendenteiles bewirkt Reizung des *N. ischiadicus* und anderer Empfindungsnerven Entleerung der gefüllten Blase. Aus den Längsteilungsversuchen von Stewart geht hervor, daß das Blasenzentrum ein bilaterales ist, eine jede seiner Hälften aber auf die ganze Blase wirkt.

Mit der reflektorisch hervorgerufenen Zusammenziehung des Blasenmuskels (Detrusor) geht wahrscheinlich eine Erschlaffung des tonisch kontrahierten Sphincter Hand in Hand [3]).

Hat man bei einem Tier (Hund, Affe) das Rückenmark oberhalb des Blasenzentrums, etwa in den untersten Dorsalsegmenten, durchtrennt, so stellt sich auch die anfangs gestörte „spontane" Harnentleerung nach einiger Zeit wieder her. Freilich fehlt hier der Willensimpuls, der am intakten Tiere den Entleerungsmechanismus zur Tätigkeit anregt; offenbar ruft die bis zu einem gewissen Grade gediehene Füllung der Blase jedesmal den Reflex hervor. Es besteht dann weder Inkontinenz noch Harnretention [4]).

Doch haben die Versuche von Goltz und Ewald, sowie von L. R. Müller gezeigt, daß auch nach Herausschneiden des Lenden- und Kreuzbeinmarkes beim Hunde die anfängliche Blasenlähmung allmählich sich bessert, und daß nach einiger Zeit selbständige Entleerungen der Blase mit aller Sicherheit und Regelmäßigkeit eintreten. Wahrscheinlich vollziehen sich diese Leistungen unter Beteiligung des oben erwähnten sympathischen Nervenapparates [5]).

Beim Menschen gehört Blasenlähmung ebenso wie *Retentio* oder *Incontinentia alvi* zu den sichersten Kennzeichen totaler Querläsionen des Markes (Kocher). Dies beweist aber nicht, daß hier die Innervationsverhältnisse anders liegen, wie

---

[1]) F. Nawrocki u. B. Skabitschewsky, Pflügers Arch. **48**, 335, 1891 u. **49**, 141, 1891 (daselbst auch die ältere Literatur berücksichtigt); J. N. Langley u. H. K. Anderson, Journ. of Physiol. **19**, 71, 1895; C. C. Stewart, Americ. Journ. of Physiology **2**, 182, 1899. — [2]) Die Blasenreflexe, die durch Reizung der *Nn. hypogastrici* erzeugt werden, haben im *Ganglion mesentericum inf.* ihr Zentrum; nach Langley u. Anderson handelt es sich dabei um sogenannte präganglionäre Axonreflexe. — [3]) M. v. Zeißl, Pflügers Arch. **53**, 560, 1893 und **55**, 569, 1894; A. Hanč, ebenda **73**, 453, 1898. — [4]) Fr. Goltz (mit A. Freusberg), Pflügers Arch. **8**, 474, 1874. — [5]) Fr. Goltz u. J. R. Ewald, Pflügers Arch. **63**, 384, 1896; L. R. Müller, Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde **21**, 86, 1901.

bei Tieren, oder daß hier allein das Gehirn den betreffenden Apparat in Gang setzen oder in Tätigkeit erhalten kann, sondern zeigt nur, mit wie großer Vorsicht solche Beobachtungen an Verletzten und Kranken für physiologische Schlüsse verwertet werden müssen.

b) Kotentleerung.

Nach Isolation des Lumbosacralmarkes (beim Hunde) stellt sich, wie Goltz und Freusberg gezeigt haben, der anfänglich gestörte Schluß des *Sphincter ani externus* wieder her. Einführung eines Fingers u. a. in den Mastdarm hat jetzt rhythmische Sphincterkontraktionen zur Folge, die durch stärkere Reizung sensibler Nerven gehemmt werden können. Die reguläre Entleerung des Kotes pflegt ebenfalls wiederzukehren[1]).

Das Zentrum für den Sphincter liegt dem für die Harnblase bestimmten sehr nahe. Nach Masius und nach Ott entspräche es beim Hunde der Mitte des 5., beim Kaninchen und bei der Katze der Grenze vom 6. und 7. Lendenwirbel. Die den Muskel in Tätigkeit setzenden Fasern treten beim Kaninchen im 2. und 3., bei der Katze im 1. und 2. Sacralnerven aus dem Rückenmark hervor[2]). Beim Menschen wird das 3. und 4. Sacralsegment als Sitz des Sphincterenzentrums *(Centrum ano-spinale)* angesehen.

Damit ist natürlich noch nicht das spinale Zentrum für den Defäkationsakt gegeben; doch liegen wenigstens teilweise die Ursprünge anderer hierbei beteiligter Bewegungsnerven in der Nähe. Nach Langley und Anderson empfangen nämlich Rectum, *Colon descendens* und *Sphincter ani internus* ihre Innervation bei Katze und Kaninchen hauptsächlich von der 3. bis 5. Sacralwurzel. Bedenkt man aber, daß bei der normalen Kotentleerung auch die Bauchpresse wesentlich beteiligt ist, so wird klar, daß eine enge Begrenzung eines solchen Zentralapparates überhaupt nicht möglich ist.

Regelmäßige Kotentleerung stellt sich auch bei solchen Hunden wieder her, denen der größte Teil des Rückenmarkes, einschließlich seines untersten Abschnittes, entfernt worden ist. Auf die spinale Innervation oder auch nur die spinale Vermittelung ist also der beteiligte Mechanismus (natürlich mit Ausschluß der Bauchmuskeln) nicht durchaus angewiesen[3]).

c) Genitalreflexe.

α) Männliche Geschlechtsfunktionen.

Die Erektion des Penis beruht hauptsächlich auf einer Erweiterung der Blutgefäße des Gliedes; die Ejakulation des Samens wird, wenigstens teilweise, durch Zusammenziehungen der Muskeln des *Ductus deferens*, der Samenbläschen und der Prostata bewirkt, denen sich solche der *Mm. ischio-* und *bulbocavernosi* hinzugesellen. Die Erektion ist von einer Kontraktion der *Tunica dartos* und des Cremaster begleitet. Die männlichen Genitalreflexe müssen ihre Zentren im Lumbosacralmark haben, denn bei Tieren läßt sich nach Abtrennung desselben vom übrigen Rückenmark, wie Brachet, Cayrade und

---

[1]) Über den Tonus des Afterschließens s. ferner: Fr. Goltz u. J. R. Ewald, Pflügers Arch. **63**, 375, 1896; L. Merzbacher, ebenda **92**, 585, 1902. Die reflektorische Natur des Sphinctertonus hatte schon M. Hall behauptet, aber nicht bewiesen. Erst Gianuzzi wies nach, daß nach Durchschneidung der sensiblen Sacralwurzeln die Sphincteren der Blase und des Afters erschlaffen (Ricerche del gabinetto di fisiologia. Siena 1867—1869). — [2]) Masius, Bullet. Acad. Roy. de Belgique 1867 und 1868; J. Ott, Journ. of Physiol. **2**, 54, 1879; C. S. Sherrington, ebenda **13**, 672, 1892; J. N. Langley u. H. K. Anderson, ebenda **18**, 67, 1895. — [3]) Fr. Goltz u. J. R. Ewald, a. a. O.

besonders Goltz gezeigt haben, durch mechanische Reizung des Gliedes Erektion und Ejakulation hervorrufen [1]. Die klinischen Erfahrungen am Menschen führen zu demselben Ergebnis.

Die von Eckhard entdeckten *Nn. erigentes* (denen aber außer der genitalen auch andere Verrichtungen zukommen) stammen beim Hunde und der Katze aus den Vorderwurzeln des 1. und 2., beim Kaninchen aus dem 2. bis 4., beim Affen (*Macacus rhesus*) zumeist aus dem 2. und 3. Sacralnerven [2]. Demnach wird man das Zentrum des Erektionsreflexes in den entsprechenden Segmenten des Sacralmarkes zu suchen haben.

Die Austrittsstellen der für Samenleiter und Samenblasen bestimmten Fasern entsprechen beim Affen dem 2. und 3., bei der Katze dem 3. und 4. Lumbalsegment. Das Zentrum für die Samenentleerung liegt also höher als das der Erektion. Dieselben Segmente geben die motorischen Fasern für den Cremaster ab.

Beim Menschen soll der Cremasterreflex das 1. bis 3. Lumbalsegment in Anspruch nehmen. Das Zentrum für die bei der Ejakulation beteiligten *Mm. ischio-* und *bulbocavernosi* wird hier in das 3. Sacralsegment verlegt.

Im Widerspruch mit den hier aufgeführten Angaben stehen die auch an sich nicht ganz klaren Versuchsergebnisse von Müller, der bei Hunden einerseits nach Herausnahme des unteren Brustmarkes und des Lumbalmarkes Erektionen infolge mechanischer Reizung des Gliedes erhielt, andererseits aber einen Hund beobachtete, dem das ganze Sacralmark und der größte Teil des Lendenmarkes entfernt worden war und der beim Zusammenbringen mit einer läufigen Hündin Erektion und Samenejakulation zeigte. Müller führt auch eine von ihm gemachte klinische Beobachtung an, der zufolge ein Kranker nach Zertrümmerung des Sacral- und unteren Lumbalmarkes noch zwei Kinder gezeugt hat [3].

β) Weibliche Geschlechtsfunktionen.

Goltz hat nachgewiesen, daß eine Hündin, der das Rückenmark an der Grenze von Brust- und Lendenmark durchschnitten worden ist, konzipieren und Junge zur Welt bringen kann. Auf eine wesentliche Beteiligung des Lumbosacralmarkes am Gebärakte darf man indessen aus dieser auch von anderen bestätigten und auch am Menschen gemachten Beobachtung deshalb nicht schließen, weil Konzeption, Gravidität und Geburt auch nach völliger Ausrottung des unteren Rückenmarkes noch möglich sind [4].

Es lassen sich aber am unversehrten Tiere und Menschen von zahlreichen spinalen Empfindungsnerven aus, z. B. durch Reizung des *N. ischiadicus*, reflektorische Bewegungen des weiblichen Genitalschlauches anregen, deren Zentralherd zweifellos im Rückenmark zu suchen ist.

Der Ort dieses Zentrums scheint etwa demjenigen zu entsprechen, der beim männlichen Geschlecht die Innervation der Samenleiter und Samenbläschen besorgt,

---

[1]) J. L. Brachet, Recherches expérim. sur les fonct. du syst. nerveux gangl., Bruxelles 1834, p. 250; J. Cayrade, Recherches crit. et expérim. sur les mouvements réflexes, Paris 1864, p. 45; Fr. Goltz (mit Freusberg), Pflügers Arch. 8, 460, 1874. — [2]) Ich lege diesen Angaben die sorgfältigen Untersuchungen von Sherrington und von Langley und Anderson zugrunde, mit denen übrigens auch die Ergebnisse anderer Autoren im wesentlichen übereinstimmen; J. N. Langley und H. K. Anderson, Journ. of Physiol. 19, 85 u. 122, 1895. — [3]) L. R. Müller, a. a. O., S. 124 bis 125. — [4]) Fr. Goltz (mit A. Freusberg), Pflügers Arch. 9, 552, 1874; R. Heidenhain (mit E. Kabierske), ebenda 14, 527, 1877; A. Routh, Transact. Obstetric. Soc. London 39 (1897); Fr. Goltz und J. R. Ewald, ebenda 63, 385, 1896.

nämlich dem 3. bis 5. Lumbalsegment beim Kaninchen, dem 3. und besonders dem 4. Segment bei der Katze. Die Sacralnerven enthalten, wie Langley und Anderson im Gegensatz zu Kehrer, Körner und Röhrig angeben, keine Bewegungsnerven für Uterus und Vagina [1]).

V. Sekretionszentren.

1. Schweißabsonderung.

Die Sekretionsnerven für die Schweißdrüsen scheinen, soweit die noch unvollständigen Erfahrungen ein Urteil darüber zulassen, mit denselben Rückenmarkswurzeln auszutreten wie die für die betreffenden Körperteile bestimmten Vasomotoren. Nahe ihrem Austritt haben sie Zentralapparate im Rückenmark, die auch nach Isolation von Gehirn, Kopfmark und höheren Markabschnitten durch Hitze, Dyspnoe, Gifte (Pikrotoxin) und auf dem Reflexwege erregt werden können. Bei der Katze dürften die spinalen Schweißzentren für die Vorderpfoten hauptsächlich im 6. bis 8. Dorsalsegment liegen, die der Hinterpfoten vornehmlich vom 13. Dorsalsegment bis zum 3. Lumbalsegment reichen [2]).

Manche nehmen an, daß im Kopfmark ein allgemeines, die spinalen Zentren zusammenfassendes Schweißabsonderungszentrum liege; beweisende Tatsachen sind dafür aber nicht beigebracht worden.

2. Speichelabsonderung.

Die sekretorische Betätigung der Speicheldrüsen ist teilweise oder gänzlich an die reflektorische Erregung der im Kopfmark gelegenen Speichelzentren gebunden. Diese fallen zweifellos mit den Ursprungszentren der cerebralen Absonderungsnerven zusammen; doch meint Grützner, daß man in der Oblongata auch den Ursprung der sympathischen Sekretionsnerven zu suchen habe. Bernard vermochte durch einen etwas hinter den Trigeminusursprung treffenden Stich in den Boden der 4. Gehirnkammer Speichelabsonderung herbeizuführen. Das Zentrum ist bilateral, das einer jeden Seite aber wirkt, wenigstens soweit die Unterkieferspeicheldrüse in Betracht kommt, auf die entsprechenden Drüsen beider Seiten. Es dürfte indessen nicht ganz sicher sein, inwiefern bei solchen Reizungen die sensiblen Elemente der aufsteigenden Trigeminuswurzel beteiligt, die Wirkungen also reflektorische sind. Anatomisch soll an der Grenze von Brücke und Kopfmark im dorsalen Haubenteil sich ein *Nucleus salivatorius* (Kohnstamm) nachweisen lassen, dessen Nervenfortsätze sich durch den *N. intermedius* zum Facialis und weiter durch die *Chorda tympani* zur Submaxillardrüse begeben [3]). Bei progressiver Bulbärparalyse wird häufig starker Speichelfluß beobachtet, der sicher wenigstens

---

[1]) J. N. Langley und H. K. Anderson, a. a. O., p. 122. Dort auch die frühere Literatur. — [2]) B. Luchsinger, Hermanns Handb. d. Physiol. **5** (2), 421, 1883; A. Adamkiewicz, Die Sekretion des Schweißes, Berlin 1878; J. N. Langley, Journ. of Physiol. **12**, 367, 1891. — [3]) Cl. Bernard, Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux **1**, 399, Paris 1858; C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **4**, 191, 1869; L. Loeb, ebenda **5**, 20, 1870; P. Grützner (mit v. Chlapowski), Pflügers Arch. **7**, 522, 1873; O. Kohnstamm, Kongreß f. innere Med. 1902, S. 361.

teilweise auf vermehrter Absonderung beruht; doch ist unklar, ob es sich hierbei um eine Reizungs- oder Lähmungserscheinung (paralytische Sekretion) handelt.

3. Tränenabsonderung.

Das Zentrum für die durch Reizung zentripetaler Nerven, besonders der Augenäste des *N. trigeminus* zu erzielende Tränenabsonderung dürfte in den oberen Teilen des Kopfmarkes liegen; doch sind nur wenig ausreichende Untersuchungen darüber vorhanden. Wenn Seck findet, daß zum Zustandekommen dieses Reflexes das Rückenmark bis zum 4. bis 5., sogar bis zum 6. Halswirbel erhalten sein muß, so ist dies nur so zu verstehen, daß die distalen Teile der aufsteigenden Trigeminuswurzel den zentripetalen Ast des Reflexbogens bilden[1]. Die Angabe, daß beim Hunde Reizung des Sehhügels und gewisser Abschnitte des *Gyrus sigmoides* der Großhirnrinde Sekretion hervorruft, sprechen nicht gegen die bulbäre Lage des Sekretionszentrums, und die daraus und aus Schnittversuchen hergeleitete Behauptung, dasselbe liege im Sehhügel, ist kaum berechtigt[2].

4. Der Zuckerstich.

Im Winter 1854/55 teilte Cl. Bernard mit, daß man durch Stichverletzung einer bestimmten Stelle des verlängerten Markes die hauptsächlichsten Erscheinungen des Diabetes, Glykosurie und Polyurie, erzeugen könne[3]. Diese hervorragende Entdeckung hat eine Fülle von weiteren Untersuchungen angeregt und ist zur Grundlage aller Forschungen über die Pathogenese des Diabetes geworden[4].

Zur Ausführung des Zuckerstiches (piqûre) benutzte Bernard ein Instrument beistehender Form (Fig. 62). Dasselbe wird (beim Kaninchen) hinter der *Tuberositas occipitalis*, zwischen ihr und der *Protuberantia occipitalis externa* durch das Hinterhauptsbein eingestoßen, durchbohrt das Kleinhirn und, indem es bis zur Berührung seiner Spitze mit der Schädelbasis weiter geführt wird, die Oblongata unter Schonung der Pyramidenstränge. Die zu treffende Stelle liegt nach Bernard zwischen den Ursprüngen der *Nn. acustici* (Verbindungslinie der *Tubercula acustica*) und der *Nn. vagi* (Fig. 63 a. f. S.). Sicherer ist die Operation, wenn der 4. Ventrikel freigelegt wird. Das Instrument wird am besten so eingestoßen, daß seine Spitze die Mittellinie trifft und die Schneide senkrecht zu dieser steht.

Fig. 62.

Piqûre-Instrument nach Claude Bernard.

[1] H. Seck, Eckhards Beiträge **11**, 1, 1885. — [2] W. Bechterew u. N. Mislawsky, Neurol. Zentralbl. **10**, 481, 1891. — [3] Claude Bernard, Leçons de physiol. expérim. (Cours du sémestre d'hiver 1854 bis 1855), Paris 1855, p. 289. (Die erste Veröffentlichung soll schon um einige Jahre früher, nämlich im Februar 1849 in der Soc. de biologie erfolgt sein); Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux **1**, 397, Paris 1858; Leçons sur le Diabète etc., Paris 1877, p. 370. — [4] Eine ausführliche geschichtliche Darstellung des Zuckerstich-Diabetes gibt E. Pflüger, Pflügers Arch. **96**, 303, 1903. Von großer Bedeutung für das Verständnis des nervösen Mechanismus, der hierbei in Frage kommt, wurden vor allem die Arbeiten von C. Eckhard in seinen Beiträgen zur Anatomie und Physiologie (siehe bes. **4**, 1, 1869).

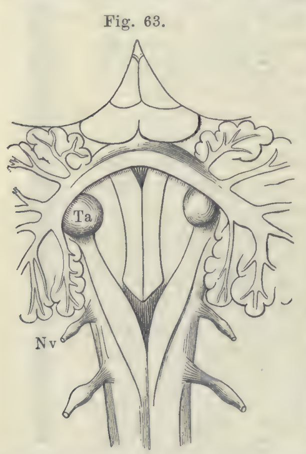
Eine halbe bis eine Stunde nach dem Stich enthält der Harn Zucker; die Glykosurie dauert meist 5 bis 6 Stunden, selten länger. Zugleich ist die Harnmenge vermehrt; statt des normalerweise trüben und alkalischen Harns wird klarer und sauer reagierender ausgeschieden.

Der Versuch gelingt ebenfalls bei Fleischfressern. Auch beim Frosch, besonders im Herbst, hat der Zuckerstich Erfolg.

Was die Erklärung des Erfolges der Bernardschen Piqûre anlangt, so ist zunächst zu bemerken, daß schon ihr Urheber den künstlichen Diabetes mit vollem Recht als eine Reizungserscheinung aufgefaßt hat. Für diese Auffassung spricht die Art der Verletzung, ihre vorübergehende Wirkung, die Möglichkeit, nach Aufhören derselben sie durch Wiederholung des Stiches mehrmals wiederhervorzurufen.

Ferner steht fest, daß die Glykosurie durch einen Einfluß auf die Leber, und zwar unter Beteiligung ihres Glykogenbestandes zustande kommt; denn nach Exstirpation der Leber (beim Frosch) ist der Zuckerstich unwirksam, ebenso nach Zerstörung der Leberfunktion durch Arsenvergiftung; endlich fehlt der Erfolg bei Hungertieren, deren Leberglykogen geschwunden ist.

Fig. 63.



Boden des vierten Ventrikels vom Kaninchen. *Ta Tuberculum acusticum. Nv Nervus vagus.* Nach Bernard.

Welcher Art dieser Einfluß ist, kann nicht zweifelhaft sein, wenn man an die Deutung denkt, die Bernard der Glykogenfunktion der Leber gegeben hat. Wenn die Leberzelle nicht nur aus dem ihr dargebotenen Material Glykogen bildet, sondern das entstandene immer wieder in Zucker verwandelt und diesen an das Blut abgibt, so liegt der Gedanke nahe, diesen Vorgang als eine Sekretion zu bezeichnen und in Beziehung zum Nervensystem zu setzen. Läge im Kopfmark ein nervöses Sekretionszentrum, so wäre eine vermehrte Zuckerbildung in der Leber bei Reizung desselben, eine daraus sich ergebende Hyperglykämie und als deren Folge die Glykosurie verständlich [1]). Diese Auffassung hat viel Wahrscheinlichkeit für sich, wenn es auch bisher noch nicht gelungen ist, mit genügender Sicherheit die zuckersekretorischen Nerven der Leber aufzufinden. Nur so viel ist vielleicht anzunehmen, daß die von der Zuckerstichstelle ausgehenden Nervenbahnen durch die *Nn. splanchnici* verlaufen; denn nach deren Durchschneidung ist die Piqûre erfolglos.

Besteht ein solches der Zuckersekretion in der Leber vorstehendes Zentrum im Kopfmark, so ist verständlich, daß dasselbe auch durch Dyspnoe und auf reflektorischem Wege (durch Reizung des Vagus, Ischiadicus und

---

[1]) E. Pflüger, a. a. O., bes. S. 360 ff.; O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, Suppl.-Bd., S. 274.

anderer Nerven) erregt und dadurch Glykosurie erzeugt werden kann. Experimente und klinische Erfahrungen liefern dafür Beispiele.

Pflüger hat den Gedanken ausgesprochen, daß der durch die Piqûre in übermäßig verstärkte Tätigkeit geratende Zentralapparat die Zuckerbildung in der Leber je nach dem vorhandenen Bedürfnisse reguliere. Man hätte sich dann vielleicht vorzustellen, daß unter normalen Bedingungen von seiten der zuckerbedürftigen Organe, besonders der Muskeln, je nach dem Grade ihrer Tätigkeit, also auch ihres Zuckerbedarfs, reflektorisch das Kopfmarkzentrum zu stärkerer oder weniger starker Tätigkeit angeregt und damit die Leber zur Hergabe der notwendigen Zuckermenge veranlaßt wird. Ist die reflektorisch oder auch anderweitig herbeigeführte Erregung des Sekretionszentrums so stark, daß die dadurch bewirkte Zuckerbildung den Bedarf übersteigt, so muß Zucker aus dem Blute in den Harn übergehen. Dieser hypothetische Zentralapparat, den man mit Pflüger als Zuckerzentrum bezeichnen könnte, würde eine bedeutsame Rolle im Stoffhaushalt zu spielen haben.

Neben der Glykosurie besteht nach der Piqûre auch Polyurie. Diese ist oft als eine Nebenerscheinung aufgefaßt und als Folge der diuretischen Wirkung des reichlich ins Blut gelangten Zuckers erklärt worden. Außer anderen Bedenken, die sich gegen diese Ansicht geltend machen lassen, spricht wider sie die Tatsache, daß die Polyurie auch für sich ohne Glykosurie und andererseits auch Glykosurie ohne Vermehrung der Harnmenge als Folge des Zuckerstichs auftreten kann. Nach Bernard soll das erstere der Fall sein, wenn der Stich zu weit nach oben (oralwärts), das letztere, wenn er zu weit nach unten (aboral) geführt worden ist. Eckhard gibt neuerdings an, daß eine reine oder wenigstens nahezu zuckerlose Polyurie erzielt werden kann, wenn man die Gegend der *Eminentiae teretes* verletzt[1]).

Daß es sich bei dieser und bei der mit Zuckerausscheidung einhergehenden Polyurie um einen direkten Einfluß der Verwundung auf die Nierensekretion handle, ist nicht sehr wahrscheinlich, da bisher alle Versuche, eine direkte Abhängigkeit der Harnabsonderung von sekretorischen Nerven aufzufinden, erfolglos geblieben sind. Vermutlich sind hier vasomotorische Wirkungen, vielleicht eine lokale Blutdrucksteigerung in der Niere, im Spiele[2]).

Auch beim Menschen ist bei Erkrankungen des Kopfmarkes zuckerlose Polyurie *(Diabetes insipidus)* beobachtet worden.

VI. Zentren für Lidschluß und Pupillenbewegung.

1. Lidreflex.

Reflektorischer Lidschluß kommt entweder dadurch zustande, daß plötzlich starkes Licht ins Auge einfällt, oder durch Berührung der Lider, der Bindehaut oder der Hornhaut mit fremden Körpern, endlich durch plötzliche,

[1]) Cl. Bernard, Leçons de physiol. expérim. 1855, p. 339; C. Eckhard, Zeitschr. f. Biol. (N. F.). **26**, 407, 1903. — [2]) R. Heidenhain, Hermanns Handb. d. Physiol. 5 (1), 362, 1883. Neuerdings hat G. Vinci (Arch. ital. de biol. **34**, 288, 1901) auf Grund wenig beweisender Experimente die Existenz eines Harnsekretionszentrums im Rückenmark des Hundes behauptet, das zwischen 3. und 4. Halswirbel liegen soll.

aber nicht bis zur Berührung gehende Annäherung eines Fingers usw. an das Auge. Der auf die letztgenannte Weise herbeigeführte „Bedrohungsreflex“ gehört zu den Vorstellungsreflexen und bedarf zu seinem Zustandekommen der Mitwirkung der Großhirnrinde. Der auf Lichtreiz erfolgende „Blendungsreflex“ soll nach einer verbreiteten Annahme durch den *N. trigeminus* vermittelt werden [1]; indessen hat Eckhard gezeigt, daß er sich nach Durchschneidung des *N. opticus* nicht mehr hervorrufen läßt, dagegen nach Trigeminusdurchschneidung bestehen bleibt, ferner auch durch elektrische Reizung des Sehnerven erzeugt werden kann. Fortnahme der Großhirnlappen läßt beim Hunde und beim Kaninchen diesen Reflex unversehrt; ob das Mittelhirn und welche Teile desselben für ihn von Bedeutung sind, ist noch nicht klar [2].

Ein sicher bulbärer Reflex ist das bei Berührung des Auges eintretende Blinzeln. Das Zentrum desselben reicht nach hinten etwa bis zur Mitte der *Alae cinereae* und nach vorn höchstens bis zum proximalen Rande der Brücke [Nickell [3]].

Dieser Reflex ist beim Menschen und bei Tieren mit gemeinschaftlichem Gesichtsfeld stets bilateral; bei Fröschen, Vögeln, Kaninchen bewirkt dagegen schwache einseitige Reizung nur einseitigen Lidschluß.

2. Pupillenverengerungsreflex.

Die Tatsache, daß die Pupille bei Lichteinfall sich verengert, in der Dunkelheit weiter wird, ist seit uralten Zeiten bekannt; die Erkenntnis, daß es sich hierbei um einen Reflex vom Sehnerven auf den *N. oculomotorius* handle, knüpft sich an die Namen von Rob. Whytt (1751) und von H. Mayo (1823 [4]). Der letztere wies insbesondere nach, daß am abgeschnittenen Kopfe auch die mechanische Reizung des Sehnerven Pupillenverengerung zur Folge hat.

Den Zentralherd dieses Reflexes zu begrenzen, hat seine besonderen Schwierigkeiten, da bei Versuchen dieser Art Verletzungen des afferenten Teiles des Reflexbogens, nämlich des *Tractus opticus*, schwer zu vermeiden sind. Wenn daher vielfach angegeben wird, das Zentrum des Pupillarreflexes sei in den vorderen Vierhügeln gelegen (Flourens, Longet, Budge), so kann dies nicht ohne weiteres als richtig gelten. In der Tat konnte Knoll bei gehöriger Vorsicht die eigentlichen Vierhügel völlig zerstören, ohne den Reflex aufzuheben [5].

---

[1]) E. Brücke, Vorlesungen über Physiol. **2**, 95, 4. Aufl., Wien 1887. — [2]) C. Eckhard, Zentralbl. f. Physiol. **9**, 353, 1895; Fr. Goltz, Pflügers Arch. **51**, 578, 1892. Beim Menschen hat man Ausfall dieses Reflexes bei corticaler Hemianopsie beobachtet und deshalb geglaubt, das Zentrum in die Occipitalrinde verlegen zu müssen. Siehe H. Wilbrandt und A. Sänger, Die Neurologie des Auges **1**, 28, Wiesbaden 1899. Ob hier eine wirkliche Ausfallserscheinung vorliegt, darf als fraglich bezeichnet werden. — [3]) S. Exner, Pflügers Arch. **8**, 530, 1874; H. Seck, Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **11**, 1, 1885; R. Nickell, Pflügers Arch. **42**, 547, 1888. (Die von mir kontrollierten Angaben von Nickell beruhen zumeist auf Versuchen mit einseitiger Kopfmarkdurchschneidung, bei denen die Tiere länger beobachtet werden konnten als bei totaler.) — [4]) C. Eckhard (Geschichte der Physiologie der motorischen Nerven des Auges), Beitr. z. Anat. u. Physiol. **11**, 117, 1885; siehe auch J. Budge, Über die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855, S. 136. — [5]) Ph. Knoll, Eckhards Beitr. usw. **4**, 109, 1869.

Es liegt auch gar kein Grund vor, ein Zentrum für denselben anzunehmen, das außerhalb derjenigen Abschnitte des Oculomotoriuskernes gelegen wäre, die den für den *Sphincter iridis* bestimmten Fasern des dritten Hirnnerven zum Ursprung dienen. Nach Bernheimer, Edinger u. a. darf wohl als sicher angenommen werden, daß dies die als kleinzellige, paarige Mediankerne beschriebenen Zellgruppen des Oculomotoriuskernes sind. Bis in ihre Nähe glaubt Bernheimer auch die den Irisreflex vermittelnden „Pupillarfasern" des Sehnerven verfolgen zu können. Danach würde das Zentrum dieses Reflexes unterhalb des vordersten Abschnittes der Vierhügelplatte, in der den Boden des *Aquäductus Sylvii* bildenden grauen Masse zu suchen sein [1]).

Die Ansicht Bachs, der das Zentrum auf Grund wenig beweisender Versuche in das Rückenmark verlegt, hat kaum Anhänger gefunden [2]). Die älteren Vermutungen, nach denen es im Ciliarganglion liegen sollte, entbehren jeder tatsächlichen Basis. Bei Fischen und Fröschen verengt sich nach der Entdeckung von Arnold, Brown-Séquard und Budge auch die Pupille des ausgeschnittenen Auges, ja sogar die der isolierten Iris bei Lichteinfall [3]). Diese vielfach untersuchte Erscheinung hat indessen mit dem Pupillenreflex der höheren Tiere nichts zu tun.

Beim Menschen tritt auch bei einseitiger Belichtung stets eine Pupillenverengerung in beiden Augen ein (konsensueller Reflex). Offenbar hängt diese Erscheinung mit der partiellen Sehnervenkreuzung zusammen, durch die jeder der beiden Sehnerven zu beiden Oculomotoriuskernen in Beziehung tritt. Die Anhänger eigener, von den Sehfasern verschiedener, lediglich der Reflexvermittelung dienender Pupillarfasern im *N. opticus* nehmen an, daß beide Fasergattungen im Chiasma eine nur teilweise Kreuzung erfahren.

Der konsensuelle Reflex fehlt bei den niederen Säugetieren (bis zu den Nagern aufwärts), ferner bei den Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen. Diese Tiere weisen sämtlich eine totale Faserkreuzung im Chiasma auf. Wenn hier der Pupillarreflex nur auf dem durch Licht erregten Auge erfolgt, so ist dies nach Steinach, der diese Befunde erhoben hat, nur dadurch möglich, daß hier auch eine totale Kreuzung im zentrifugalen Teile des Reflexbogens und eine völlige Trennung der beiden Pupillarreflexbahnen statthat [4]).

Solange dem Auge Licht zuströmt, befindet sich der *M. sphincter iridis* in tonischer Tätigkeit; im Dunkeln hört der Tonus auf, die Pupille gerät hier in jenen Zustand größter Erweiterung, wie ihn die photographischen Blitzlichtaufnahmen dunkeladaptierter Augen erkennen lassen. Die ausschließlich reflektorische Natur dieses Sphinctertonus wird dadurch bewiesen, daß die nach Sehnervendurchschneidung eintretende Pupillenerweiterung durch Durchschneidung des *N. oculomotorius* nicht weiter zunimmt [5]).

3. Reflektorische Pupillenerweiterung.

Die bei Reizung des Halssympathicus eine Erweiterung der Pupille herbeiführenden Nervenfasern entstammen den obersten Segmenten des

---

[1]) St. Bernheimer, Arch. f. Ophthalmol. **44**, 481, 1897 u. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **107**, 98, 1899; L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, S. 314, 6. Aufl., Leipzig 1900. — [2]) L. Bach, Arch. f. Ophthalmol. **47**, 339, 1898 u. Ber. d. 27. Vers. d. Ophthalmol. Ges., Heidelberg 1898, S. 98. — [3]) J. Budge, a. a. O., S. 141; E. Steinach, Pflügers Arch. **52**, 495, 1892; R. Magnus, Zeitschr. f. Biol. **20**, 567, 1899. — [4]) E. Steinach, Pflügers Arch. **47**, 289, 1890. — [5]) Waller u. Budge, Compt. rend. Acad. d. sc. **33**, 420, 1851. Vgl. C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **9**, 157/158, 1881.

Dorsalmarkes (Bernard, Langley, Sherrington); die Angabe mehrerer Autoren (Budge u. a.), daß auch die untersten Cervicalnervenwurzeln solche Fasern enthalten, hat sich nicht bestätigt. Wie bei Hund und Katze scheint auch beim Menschen (Klumpke, Oppenheim) der erste Dorsalnerv die meisten Pupillarfasern zu führen [1]).

In die Gegend des Ursprungs dieser Elemente hat Budge [2]) sein *Centrum cilio-spinale inferius* verlegt. Ein anderes pupillenerweiterndes Zentrum sollte im Kopfmark, in der Gegend des Hypoglossusursprungs liegen: *Centrum cilio-spinale superius.* Die Pupillenverengerung, die nach Durchschneidung des Halssympathicus auftritt, wurde auf den Fortfall eines vom unteren Zentrum ausgehenden tonischen Einflusses bezogen. Andere verlegten den ganzen Zentralapparat in die Oblongata oder gestanden wenigstens dem dort vermuteten Zentrum eine Art von Oberherrschaft über das spinale zu.

Man muß zugeben, daß die Reizungsversuche, auf Grund deren die Lage des spinalen Zentrums zwischen 6. Hals- und 4. Brustwirbel festgestellt wurde, nicht gerade geeignet waren, seine Existenz sicher zu beweisen, und auch die Exstirpationsversuche von Budge sind nicht dazu angetan, jeden Zweifel zu heben. Trotz der zahlreichen dagegen erhobenen Widersprüche [3]) ist aber die Annahme eines solchen Zentrums sicher begründet. Freilich sind auch die später benutzten Versuchsweisen zur völligen Klarstellung des Sachverhaltes nicht alle geeignet gewesen.

Die Erweiterung der Pupille bei Dyspnoe, bei Reizung sensibler Nerven und Strychninvergiftung ist vielfach ohne weiteres für den Ausdruck einer reflektorischen usw. Reizung des Halssympathicus gehalten worden. Durchschnitt man nun bei einem Tiere das oberste Halsmark und sah man danach diese Erscheinungen fortbestehen, so schloß man auf das Vorhandensein eines spinalen Zentrums der pupillendilatierenden Nervenfasern.

Indessen läßt sich nachweisen, daß auch nach Durchschneidung des Halssympathicus und sogar nach Exstirpation des oberen Halsganglions weder die reflektorische Mydriasis ausbleibt (Vulpian), noch Dyspnoe oder Strychninvergiftung unwirksam geworden sind. Es beruht dies darauf, daß einerseits Empfindungsreize die Pupille auch dadurch dilatieren können, daß sie den Tonus des den *Sphincter iridis* beherrschenden Oculomotoriuszentrums hemmen, und daß andererseits durch Dyspnoe die Muskelfasern des Dilatators auch direkt oder durch Vermittelung anderer Nerven (Trigeminus ?) gereizt werden können. Damit wird natürlich die obige Beweisführung hinfällig.

Daß tatsächlich ein spinales Zentrum besteht und daß es eine tonische Wirksamkeit entfaltet, geht aus folgenden Beobachtungen hervor [4]). Nach hoher Halsmarkdurchschneidung verursacht die Durchtrennung eines Halssympathicus eine deutliche Verengerung der entsprechenden Pupille. Wird das Halsmark nur einseitig durchschnitten, so tritt (beim Kaninchen, seltener bei Katzen) eine Verengerung der gleichseitigen Pupille ein; sie ist aber vorübergehend. Fügt man zu dieser Operation die Durchschneidung des Halssympathicus

---

[1]) J. N. Langley, Ergebnisse der Physiologie, Jahrg. II (2), 1903, S. 825; R. Wichmann, Die Rückenmarksnerven und ihre Segmentbezüge, Berlin 1900, S. 173. — [2]) J. Budge, Über die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855, Kap. 4. — [3]) Literaturnachweise bei F. Nawrocki u. J. Przybylski, Pflügers Arch. **50**, 234 u. besonders E. P. Braunstein, Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung, Wiesbaden 1894, S. 4 bis 57. — [4]) B. Luchsinger, Pflügers Arch. **22**, 158, 1880 u. **28**, 72, 1882; A. Steil u. O. Langendorff, ebenda **58**, 155 u. 165, 1894.

hinzu, so wird die Pupille dauernd erheblich enger als die der anderen Seite. Hat man endlich rechts das Halsmark, links den Sympathicus durchschnitten, so ist die linke Pupille dauernd enger als die rechte.

Es ist unmöglich, diese Tatsachen anders zu deuten als unter der Voraussetzung eines tonisch tätigen Spinalzentrums für die die Pupillenerweiterung besorgenden sympathischen Nervenfasern. Daß das Zentrum für diese zugleich nutritive Bedeutung besitzt, läßt sich ebenfalls beweisen.

Offenbar wird das *Centrum ciliospinale* durch diejenigen Ganglienzellengruppen des oberen Brustmarkes dargestellt, aus denen die im Halssympathicus zum oberen Halsganglion verlaufenden Pupillenfasern entspringen.

Ein bulbäres, dem spinalen koordiniertes oder gar übergeordnetes Pupillenerweiterungszentrum anzunehmen, scheint kein zwingender Grund vorzuliegen. Die der Halsmarkdurchschneidung folgende (vorübergehende) Miosis erklärt sich zur Genüge aus einer traumatischen Tonusherabsetzung des spinalen Zentrums.

5. Das Rückenmark als Leitungsorgan[1]).

Eine vollständige Durchschneidung oder Durchquetschung des Rückenmarks hebt jeden funktionellen Zusammenhang der unterhalb des Schnittes gelegenen Körperteile mit dem Gehirn auf. Hohe Durchtrennungen lähmen die willkürliche Bewegung und die Empfindung fast im ganzen Körper; tiefere bewirken dasselbe für alle diejenigen Körpergegenden, die ihre Innervation von den unterhalb des Schnittes entspringenden Spinalnervenwurzeln empfangen, und nur solche Leistungen bleiben hier übrig, deren automatische oder reflektorische Zentren im Rückenmark selbst ihren Sitz haben. Sehen wir das Gehirn als denjenigen Teil des Nervensystems an, in dem die Empfindungen zustande kommen und von dem die willkürlichen Bewegungsantriebe ausgehen, so muß aus diesen Tatsachen geschlossen werden, daß die Erregungsleitung von der Körperperipherie zum Gehirn und vom Gehirn zur Peripherie auf das Rückenmark als alleiniges Leitungsorgan angewiesen ist.

Die angeführten Tatsachen waren im wesentlichen schon den Ärzten des Altertums bekannt. Galen[2]) vergleicht das Rückenmark mit einem dem Gehirn entquellenden Strome, der die Nerven wie Bäche zu allen Teilen des Körpers entsendet. Eine experimentelle Grundlage für diese Auffassung gewinnt er als erster in systematisch durchgeführten Durchschneidungsversuchen bei Tieren. Über die Folgen der in verschiedenen Höhen ausgeführten Durchtrennung des Rückenmarks finden wir genaue Angaben bei Oribasius[3]). Die Wirkungen der traumatischen Rückenmarksläsion beim Menschen sind bereits in den Hippokratischen Schriften[4]) beschrieben; später schildert sie Celsus[5]).

An diese durch Experiment und klinische Beobachtung tausendfach bestätigten Erfahrungen über die Folgen der Rückenmarksdurchschneidung knüpft die Frage an, ob die das Rückenmark in absteigender und aufsteigender

[1]) Die Leitung durch das Kopfmark wird hier nicht besonders behandelt; das wenige, was darüber an experimentellem Material vorliegt, gelangt bei der spinalen Leitung zur Besprechung. Auf die bezüglichen anatomischen Ermittelungen kann hier nicht eingegangen werden. — [2]) Galenus, De usu partium, Lib. XII, cap. 10. — [3]) Oeuvres de Oribase ed. Daremberg, p. 178. — [4]) Hippokrates, De articulis, cap. 48. — [5]) Celsus, De medicina, Lib. VIII, cap. 14.

Richtung durchlaufenden Erregungen gleichseitige oder gekreuzte Bahnen in Anspruch nehmen, um vom Gehirn aus die Körperperipherie, von dieser aus das Gehirn zu erreichen. Lange vor der Bekanntschaft mit den feineren histologischen Verhältnissen des Rückenmarks mußten die anatomischen Befunde (Pyramidenkreuzung) einerseits, die Beobachtungen an Apoplektischen u. a. andererseits zur Stellung und experimentellen Beantwortung einer solchen Frage auffordern [1]).

Die spätere Erkenntnis, daß Bewegungs- und Empfindungsnerven das Rückenmark auf getrennten Bahnen verlassen, nötigte weiterhin zu der Untersuchung, ob schon innerhalb des Zentralorganes motorische und sensorische Impulse getrennte Wege gehen, und zur Entscheidung darüber, welches diese Wege sind. Weitere speziellere Fragen über den Verlauf der den verschiedenen Empfindungsqualitäten zugehörigen Leitungsbahnen, über die topographische Gliederung der für die verschiedenen Muskelgebiete bestimmten motorischen, über den Weg der vasomotorischen, der sekretorischen und anderer Bahnen mußten notwendigerweise sich anschließen.

Noch stehen wir mitten drin in diesen Untersuchungen, und nur ein kleiner Teil jener Fragen kann als beantwortet gelten.

I. Untersuchungsmethoden.

Die zu Gebote stehenden und benutzten Forschungsmethoden sind teils morphologische, teils experimentelle, teils klinische und pathologisch-anatomische.

Die morphologische Forschung wird bei diesen Untersuchungen in erster Linie von physiologischen Überlegungen geleitet. Von rein anatomischem Standpunkte aus kann es zwar erwünscht sein, ein Verständnis des höchst verwickelten Aufbaues der Zentralorgane zu gewinnen; aber selbst die genaueste Einsicht in diese Verhältnisse wäre unfruchtbar, wenn dabei nicht fortdauernd die funktionelle Bedeutung der einzelnen Glieder dieses Systems im Auge behalten würde. Den Ausgangspunkt aller anatomischen Untersuchungen über den Faserverlauf im Hirn und Rückenmark bildet daher das Bell-Magendiesche Gesetz in demselben Maße, wie es auch der experimentellen Forschung über die Leitungsverhältnisse zugrunde liegt.

Die fortgeschrittenen Differenzierungsmethoden, unter denen besonders die von Weigert und von Golgi eingeführten allgemeine Anerkennung und Anwendung gefunden haben, und denen sich das Ehrlichsche Methylenblauverfahren ebenbürtig anschließt, haben schon am reifen Rückenmark zu den wertvollsten Entdeckungen über den Zusammenhang der Elemente geführt. Eine ganz besonders bedeutsame Förderung erfuhr aber die morphologische Forschung durch die von Flechsig erkannte Tatsache, daß im embryonalen Leben die Entwickelung der Markscheiden der intrazentralen Nervenfasern derartig erfolgt, daß funktionell zusammengehörige Fasersysteme zu gleicher Zeit ihr Mark erhalten. Die darauf gegründete Untersuchungsmethode hat ihre Fruchtbarkeit vor allem auch dort erwiesen, wo sie nicht nur auf eine bestimmte Tierart oder den Menschen sich beschränkte, sondern, wie dies besonders von Edinger durchgeführt wurde, die bald einfacheren, bald komplizierteren Verhältnisse in der ganzen Reihe der Wirbeltiere in Betracht gezogen hat.

---

[1]) Aretaeus (De causis diuturn. affectionum, Lib. I, cap. 7) lehrte bereits, daß Verletzungen des Gehirns gekreuzte, des Rückenmarks gleichseitige Lähmung zur Folge haben.

Ein weiteres Hilfsmittel erwuchs der Erforschung des Leitungsapparates aus der näheren Untersuchung der von Türck im Jahre 1851 entdeckten sekundären Degeneration der Rückenmarksstränge. Die anatomische Durchmusterung erkrankter Rückenmarke ergab, daß in gewissen Fällen Entartungen von Fasersystemen auftreten, deren genaueres Studium im Zusammenhang mit der vorausgegangenen klinischen Beobachtung mancherlei wichtige Einsicht zu erschließen geeignet ist. Man erkannte, daß die Strangdegenerationen oft einen teils aufsteigenden, teils absteigenden Charakter haben und daß dieser von dem Sitze der zugrunde liegenden Läsion abhängig ist, daß sie also dem Wallerschen Entartungsgesetze folgen und daher bündige Schlüsse auf den Ursprung und das Ende von Fasern und Fasermassen und auf deren zentrifugalen oder zentripetalen Verlauf erlauben. Die experimentelle Ausbeutung dieses Verhaltens, die Setzung künstlicher Gehirn- und Markläsionen beim Tier und die spätere Untersuchung der nachfolgenden Degeneration, eröffnete einen neuen und sehr fruchtbaren Forschungsweg.

Die experimentell-physiologische Untersuchung der Faserleitung ist, wenn man von jenen künstlich herbeigeführten Degenerationsprozessen absieht oder sie nur zur Kontrolle der richtigen Ausführung von Operationen in Betracht zieht, in erster Linie auf die Beobachtung des Funktionsausfalles bei partiellen Durchschneidungen angewiesen. Zur Prüfung der Funktionsdefekte bedient man sich dabei entweder der einfachen Konstatierung motorischer oder sensorischer Störungen oder man reizt, wie dies zuerst Eckhard vorgeschlagen hat, die motorischen Gebiete der Rinde und sieht, ob nach bestimmten Partialschnitten durch das Mark die vorher wirksame Reizung noch Erfolg hat oder nicht. In einzelnen Fällen sind auch elektrophysiologische Methoden (Untersuchung der Aktionsströme) zur Verwendung gekommen (Gotch und Horsley).

Gegenüber den glänzenden Erfolgen der neueren anatomischen Untersuchungen über den Leitungsapparat des Rücken- und Kopfmarkes sind die Ergebnisse der Durchschneidungsversuche nicht gerade als sehr bedeutend zu bezeichnen. Auf den ersten Blick scheint eine Menge von Widersprüchen zwischen den Angaben der einzelnen Experimentatoren zu bestehen, und nicht immer gelingt es, deren Ursachen hinreichend aufzuklären.

Allerdings begegnet die experimentelle Forschung beim Rückenmark ganz besonders großen Schwierigkeiten, die zu überwinden auch der fortgeschrittenen Operationstechnik nur schwer gelingt. Das von einem hervorragenden Forscher angewandte Bild, das die experimentelle Analyse der Funktionen des Zentralnervensystems mit der Zergliederung eines Taschenuhrwerkes mittels Pistolenschüssen vergleicht, ist zwar nicht gerade glücklich gewählt; aber setzen wir darin statt der Pistole einen Schmiedehammer, so steht die Feinheit dieses Werkzeuges etwa in demselben Verhältnis zu dem zarten Mechanismus der Taschenuhr, wie das Messer des Operateurs zu der kunstvollen und verschlungenen Tektonik des Rückenmarkes.

Die Schwierigkeit der experimentellen Untersuchungen beruht indessen nicht einmal so sehr auf der Subtilität der Operation, als vielmehr auf der Beurteilung ihres Erfolges. Es ist klar, daß die Bedeutung der verschiedenen Stränge und Faserzüge für Bewegung und Empfindung nicht nach den Defekten beurteilt werden kann, die sich unmittelbar nach der Operation beobachten lassen; denn durch die mit der Verwundung verbundene Reizung können benachbarte oder entfernte Teile des Rückenmarks in Mitleidenschaft gezogen, deren normale Leistungen gehemmt oder gesteigert werden. Man darf annehmen, daß nach einer gut gelungenen aseptischen Operation diese operative Reizung allmählich abklingt. Da dies um so vollständiger der Fall sein wird, je längere Zeit seit dem Eingriff verflossen ist, so könnte es scheinen, daß ein möglichst später Termin zur Beurteilung der eigentlichen Ausfallserscheinungen am geeignetsten wäre. Dabei verfällt man aber wieder in einen Fehler; denn in dem langen Intervall können Kompensationen eintreten, vikariierende für gewöhnlich nicht betretene Bahnen wegsam geworden sein. Eine solche Untersuchung ist von Wert, wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, welche Wege von den das Rückenmark durch-

laufenden Bewegungs- und Empfindungsimpulsen überhaupt eingeschlagen werden können und welches Minimum von Rückenmarkssubstanz ihnen genügt. Sie sagt aber nichts darüber aus, auf welchen Bahnen für gewöhnlich jene Impulse geleitet werden und welche Bedeutung in dieser Hinsicht dem zerstörten Teile zukommt.

Eine Untersuchungsweise, die hauptsächlich die Spätfolgen der Verwundung oder Erkrankung ins Auge faßt, wird daher besonders für den Arzt von Bedeutung sein; für den Physiologen, der zunächst die normal eingeschlagenen Wege kennen lernen möchte und für den die Frage nach der möglichen Kompensation doch erst in zweiter Linie kommt, wird eine möglichst frühe, aber nicht allzu frühe Untersuchung wertvoller sein. Vor allem aber wird er das Maximum von Leistungen, das sofort oder kurze Zeit nach dem Eingriff — etwa am darauf folgenden Tage — beobachtet wird, berücksichtigen müssen, und von den Spätfolgen werden für ihn die bleibenden Defekte von größerer Wichtigkeit sein, wie die erhaltenen oder wiedergekehrten Leistungen. Bei der Beurteilung der Wiederherstellung der Funktionen wird man sich — was übrigens vielfach bei solchen Versuchen ausdrücklich festgestellt wird — erinnern müssen, daß bei höheren Wirbeltieren von einer anatomischen Regeneration durchschnittener Rückenmarksabschnitte nicht die Rede sein kann.

Daraus, daß die verschiedenen Experimentatoren — absichtlich oder unabsichtlich — teils die eine, teils die andere Untersuchungsweise bevorzugen, daß sie bald mehr auf den sofortigen Ausfall, bald mehr auf die bleibenden Zustände Wert gelegt haben, erklärt sich die große Verschiedenheit der vielen vorliegenden Angaben.

Als weiteres Forschungsmittel steht der experimentellen Untersuchung nervöser Apparate neben der Durchschneidung die Reizung zu Gebote. Es versteht sich von selbst, daß gerade bei den Zentralorganen, an denen die strengen Bedingungen galvanischer Reizversuche nur selten zu erfüllen sind und an denen andere künstliche Reize meist versagen, die Ergebnisse solcher Versuche ganz besonders behutsam zu beurteilen sind. Den älteren Forschern schien es unbedenklich, die Leitungsverhältnisse des Rückenmarkes in der Weise zu untersuchen, daß die einzelnen Abteilungen besonders der weißen Substanz von der Oberfläche her oder auf dem Querschnitt elektrisch gereizt wurden, und je nachdem ein Bewegungserfolg eintrat oder Zeichen des Schmerzes erfolgten, auf motorische und sensible Bahnen zu schließen. Dies änderte sich, als van Deen mit der Lehre auftrat, daß die weiße Substanz des Rückenmarkes, abgesehen von den sie durchsetzenden Nervenwurzeln, ganz unerregbar sei, und als auch Schiff der eigentlichen Rückenmarkssubstanz, sowohl den grauen als den weißen Massen, die Fähigkeit der Sensibilität und Motilität gänzlich absprach, ihnen nur ein Leitungsvermögen für die natürlichen Bewegungs- und Empfindungsimpulse zuschrieb und sie deshalb als kinesodische und ästhesodische Substanzen bezeichnet wissen wollte [1]).

Während die einen die Schiffschen Anschauungen acceptierten, hielten andere durch seine Bedenken die Lehre von der Reizbarkeit der Rückenmarkssubstanz nicht für widerlegt [2]). Diese beriefen sich auf die zweifellosen Erfolge,

---

[1]) Diese Bezeichnungen sollten nach Schiff für die graue Substanz und für die Vorderstränge gelten, den Hintersträngen, die er im wesentlichen für direkte Fortsetzungen der sensiblen Spinalwurzeln ansah, sprach Schiff die Reizbarkeit nicht ab. — [2]) Eine ausführliche Aufzählung der älteren Arbeiten bei C. Eckhard, Hermanns Handb. d. Physiol. **2**, 145 u. 146, 1879. Die wichtigsten sind: J. van Deen, Frorieps Neue Notizen **25**, 323, Nr. 549, 1843; Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre **6**, 297, 1859 u. **7**, 280, 1860; M. Schiff, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen, Lahr 1858/59, S. 247, 286 u. ö.; L. Auerbach, Günsburgs med. Zeitschr. **4**, 464, 1853; A. Chauveau, Journ. de la physiol. **4**, 29 u. ö., 1861; H. Engelken, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 198; S. Mayer, Pflügers Arch. **1**, 166, 1868; A. Fick, ebenda **2**, 414, 1869; C. Dittmar, Ber. Sächs. Ges. d. Wiss. 1870. Von neueren Untersuchungen erwähne ich: B. Luchsinger, Pflügers Arch. **22**, 169, 1880; M. Schiff, ebenda **28**, 537, 1882; **29**, 537, 1882; **30**, 199, 1883; **31**, 357, 1883; **38**, 182, 1886; M. Mendelssohn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, S. 281; W. Biedermann, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss.,

die man durch Anwendung galvanischer Reize erzielt, jene betonten die nur schwer auszuschließende Mitreizung vorderer und hinterer Spinalnervenwurzeln und wiesen einerseits auf die auffallende Unwirksamkeit mechanischer Reize hin, andererseits auf die zur Erreichung von Wirkungen notwendige hohe Stärke des elektrischen Reizstromes. War nun auch die Mitreizung nahegelegener vorderer Rückenmarkswurzeln durch deren Durchschneidung und durch den nicht auf das Reizniveau sich beschränkenden Effekt ausgeschlossen, gelang es auch, die Fehlerquellen der Stromschleifen und damit die Beteiligung entfernter motorischer Wurzelfasern durch geeignete Maßregeln zu vermeiden, so blieb immer noch die Möglichkeit zu beachten, daß es sich bei den beobachteten Reizerfolgen um eine Erregung zentripetaler Wurzelelemente und dadurch herbeigeführte Reflexbewegungen handelte. Die Annahme von Reflexen lag um so näher, als die beobachteten motorischen Wirkungen mehr an reflektorische als an direkt erregte Bewegungen erinnerten und als mehrfach die Angabe wiederkehrt, daß auch die Reizung der Hinterstränge, in denen man motorische Leitungsbahnen nicht vermuten durfte, von Bewegungserfolgen begleitet sein könne.

Die Möglichkeit, von geeigneten Stellen des Rückenmarksquerschnittes Reflexe zu erzeugen, wird sich nicht in Abrede stellen lassen. Auch der homolaterale Charakter der bei umschriebener Reizung entstehenden Bewegungen würde nicht gegen diese Deutung sprechen. Aber alle Bewegungserfolge, die man so erzielt, für Reflexe zu halten, liegt gewiß kein Anlaß vor. Wenn der Anschein dafür zu sprechen scheint, so muß man sich erinnern, daß auch die durch direkte Erregung der medullären motorischen Leitungsbahnen hervorgerufenen Bewegungen ganz nach der Art von Reflexen zustande kommen, da ja diese Bahnen die Schaltstationen der Vorderhornzellen zu passieren haben, also von einem Neuron auf ein anderes übergehen. Dieser Umstand reicht hin, um zu erklären, weshalb ein weißer motorischer Rückenmarksstrang sich Reizungen gegenüber nicht völlig wie ein peripherer Bewegungsnerv verhält, weshalb Leitungsverzögerungen von der Größenordnung der Reflexzeit bestehen, weshalb alle die Einflüsse, welche die Reflexerregbarkeit herabsetzen oder aufheben, auch die Wirksamkeit der Reizung der motorischen Rückenmarksbahnen beeinträchtigen u. a. m.

Die Untersuchungen von Fick und Engelken, von Luchsinger, Biedermann u. a. haben gewiß dazu beigetragen, daß zurzeit wohl die meisten geneigt sind, die Reizbarkeit des Rückenmarkes anzuerkennen; hauptsächlich aber ist es ein anderer Umstand gewesen, der diesem ganzen Kampf der Meinungen eine entscheidende Wendung gegeben hat, das ist die Entdeckung der elektrischen Reizbarkeit gewisser Abschnitte der Großhirnrinde und der von ihr ausgehenden Markfaserung. Diese Fähigkeit, die man der weißen Substanz des Stabkranzes zuzugestehen sich genötigt sieht, wie sollte man sie der weißen Rückenmarkssubstanz aberkennen? Wie wäre es zu verstehen, wenn die den großen Pyramidenzellen der Zentralwindungen entstammenden Nervenfasern direkt unterhalb der Großhirnrinde und in ihrem Verlauf durch die innere Kapsel elektrisch erregbar wären, diese Eigenschaft aber nach ihrem Eintritt in das Rückenmark verloren hätten?

Nach alledem gelangen wir zu dem Ergebnis, daß das Reizungsverfahren eine berechtigte Stellung bei der experimentellen Untersuchung der spinalen Leitungs-

---

III. Abt., **87** (1883); De Boeck, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1889, S. 238; J. Gad u. E. Flatau, Neurolog. Zentralbl. 1897, Nr. 11 u. 12. Am Rückenmark hingerichteter Menschen experimentierten: M. Roßbach, Verhandl. d. physikal.-med. Ges. zu Würzburg **15** (1881) u. A. Hoche, Neurol. Zentralbl. 1895, Nr. 17. Besondere Angaben über Reizung der grauen Substanz: E. A. Birge, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1882, S. 481; W. Sirotonin, ebenda 1887, S. 154; N. Muchin, Zeitschr. f. Biol. N. F. **14**, 21. Viele Experimentatoren haben, ohne auf eine prinzipielle Kritik ihres Versuchsverfahrens einzugehen, elektrische Reizversuche an den weißen Strängen des Rückenmarks vorgenommen, besonders vor dem Auftreten von van Deen u. Schiff, obwohl damals die Unerregbarkeit der Gehirnsubstanz als Dogma galt. Vgl. F. A. Longet, Anat. u. Physiol. des Nervensystems (deutsch v. J. A. Hein) **1**, 231, 1847. Die graue Substanz hielt Longet ebenso wie vor ihm Magendie für unerregbar.

bahnen beanspruchen darf, und daß vorsichtig damit angestellte Versuche zwar nicht, wie einst Longet meinte, den besten physikalischen Experimenten an die Seite gestellt werden können, aber doch brauchbare Resultate zu liefern vermögen.

Eine wesentliche Ergänzung erfährt der Tierversuch, soweit er die Ausfallserscheinungen bei bestimmten Verwundungen des Rückenmarkes ins Auge faßt, durch die klinischen Beobachtungen an kranken Menschen, zumal wenn diese von genauen pathologisch-anatomischen Untersuchungen begleitet sind.

Freilich verlangt die Verwertung klinischer Fälle besondere Vorsicht. Nur selten wird es sich dabei um so präzise und umschriebene Läsionen handeln, wie sie im Tierversuch verhältnismäßig leicht in gewähltem Niveau, in vorgeschriebener Richtung und in beliebiger Zahl hervorgebracht werden können. Andererseits bietet die Beobachtung am Menschen unschätzbare Vorteile dadurch, daß eine weit feinere Untersuchung der Ausfallssymptome hier möglich ist, als beim Tier. Über bewußt werdende Empfindungen ist bei diesem direkt nichts zu erfahren, während deren Feststellung beim Menschen unschwer möglich ist; vollends macht die Unterscheidung der einzelnen Empfindungsqualitäten, die Prüfung des Lokalisationsvermögens u. a. m. bei diesem weit geringere Schwierigkeiten.

Kommt es endlich darauf an, festzustellen, auf welchen Bahnen und in welcher Richtung motorische oder sensorische Impulse im Rückenmark des Menschen fortgeleitet werden, so werden die Erfahrungen an Tieren für sich allein überhaupt nicht maßgebend sein können, da selbst unter den verschiedenen Gliedern der Säugetierklasse zweifellos Verschiedenheiten vorkommen, und nicht ohne weitere Prüfung vorausgesetzt werden kann, daß das etwa für den Hund oder den Affen als gültig befundene Schema auf den Menschen übertragen werden darf.

II. Anatomische Ermittelungen über den Leitungsapparat des Rückenmarkes [1]).

Der zentripetalen und zentrifugalen Leitung dient in erster Linie die weiße Substanz. Ihre Fasermassen vermitteln die Verbindung des Rückenmarkgraues und damit der Körperperipherie mit den einzelnen Abteilungen des Gehirns; und zwar läßt sich nachweisen, daß in ihr besondere Verbindungsbahnen zum Kopfmark, zum Kleinhirn, zum Mittelhirn, zu den Sehhügeln, zur Großhirnrinde bestehen.

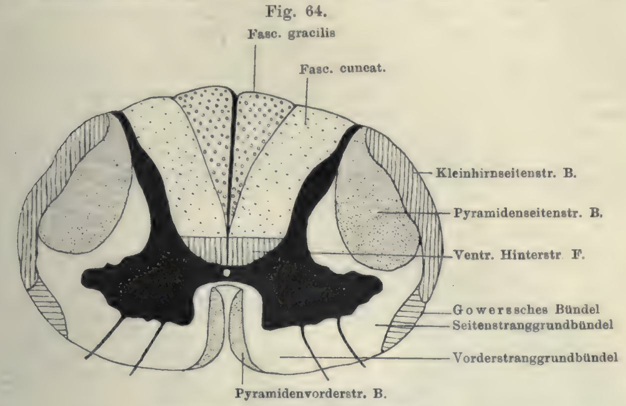
Die weiße Substanz wird durch die Längsfurchen und Austrittsstellen der Vorder- und Hinterwurzeln bekanntlich in je zwei Vorder-, Seiten- und Hinterstränge zerlegt. Die Untersuchung der Markentwickelung und der sekundären Degeneration hat zu einer noch spezielleren Gliederung geführt.

---

[1]) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Hirn und Rückenmark des Menschen, Leipzig 1876; M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Zentralnervensystems im Lichte neuerer Forschung, 2. Aufl., Berlin 1895; A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre d. Menschen 2, 6. Aufl., Leipzig 1896; Th. Ziehen, Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Rückenmarks in K. v. Bardelebens Handb. d. Anatomie des Menschen 4, 1 bis 3. Abteilung, Jena 1899; W. v. Bechterew, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark (deutsch v. R. Weinberg), 2. Aufl., Leipzig 1899; Chr. Jakob, Atlas des gesunden und kranken Nervensystems, 2. Aufl., München 1899; H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane, 4. Aufl., Leipzig u. Wien 1901; H. Schmaus, (und S. Sacki), Vorlesungen über die pathologische Anatomie des Rückenmarkes, Wiesbaden 1901; M. Lewandowsky, Untersuchungen über die Leitungsbahnen des *Truncus cerebri* usw., Jena 1904 (konnte nicht mehr benutzt werden); L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane der Menschen und der Tiere 1, 7. Aufl., Leipzig 1904. Der letztgenannten vortrefflichen Darstellung habe ich mich hier im wesentlichen angeschlossen.

Vorläufig sei davon an der Hand der Fig. 64, die einen Querschnitt durch das Halsmark des Menschen darstellt, folgendes erwähnt.

Fig. 64.



Fasersysteme des Rückenmarkquerschnittes.

Man unterscheidet:

1. Pyramidenvorderstrangbahnen	Vorderstränge
2. Vorderstranggrundbündel	
3. Pyramidenseitenstrangbahnen	Seitenstränge
4. Seitenstranggrundbündel	
5. Kleinhirnseitenstrangbahnen	
6. Gowerssche Bündel	
7. Burdachsche Stränge	Hinterstränge
8. Gollsche Stränge	

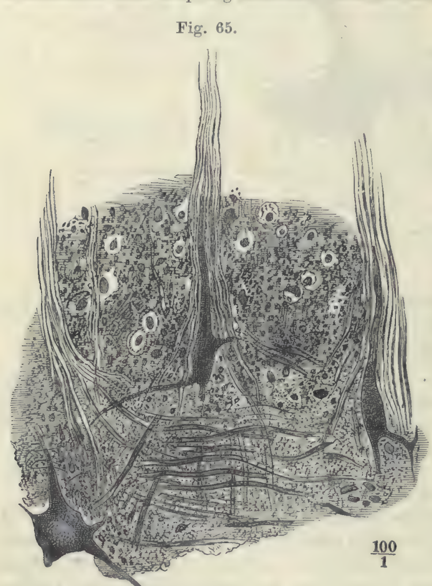
Als kurze Bahnen werden solche bezeichnet, die lediglich zur Verbindung verschiedener Querschnittshöhen des Rückenmarkes miteinander dienen, also dem „Eigenapparat" des Rückenmarkes (Edinger) angehören, lange Bahnen sind solche, die vom Rückenmark ununterbrochen bis ins Gehirn reichen. Die Vorder- und Seitenstranggrundbündel (Vorderseitenstrangreste) enthalten zahlreiche kurze, die übrigen Systeme dagegen vorwiegend lange Bahnen.

Die Pyramidenvorder- und -seitenstrangbahnen (Pyramidenbahnen, *Tractus cortico-spinales*) sind aus Fasern zusammengesetzt, deren Ursprungszellen in der motorischen Region der Großhirnrinde liegen und die, durch die innere Kapsel, den Hirnschenkelfuß und die Brücke zur Oblongata verlaufend, dort die ventralen Pyramidenstränge darstellen. Der in der Decussatio pyramidum sich kreuzende mächtigere Teil dieses Systems gelangt in die Seitenstränge des Rückenmarkes und zieht in ihnen unter fortwährender Abgabe von Kollateralen (d. h. von feinen in die graue Substanz eintretenden und hier nach kurzem Verlauf in Endbäumchen sich aufsplitternden Seitenzweigen) und auf diese Weise sich allmählich erschöpfend bis in die caudalsten Teile des Markes. Die Endbäumchen der Kollateralen treten an die Vorderhornzellen heran, aus denen die vorderen Wurzelfasern entspringen (Fig. 65 a. f. S.).

Die Pyramidenvorderstrangbahnen sind die im Kopfmark ungekreuzt gebliebenen Anteile der Pyramiden. Sie treten der Annahme von Kölliker u. a. zufolge im oberen Rückenmark successive durch die vordere Kommissur in das Vorderhorn der anderen Seite ein, um hier wie die Pyramidenseitenstrangbahnen zu enden. In den distaleren Teilen des Rückenmarkes sind sie daher nicht mehr vorhanden. Doch dürfte eine solche spinale Kreuzung der Pyramidenvorderstrangbahnen nur einen Teil ihrer Fasern betreffen. Manche Autoren haben den Übergang von Fasern in das Vorderhorn derselben Seite und Endigung daselbst direkt beobachtet; andere geben sogar an, daß alle Fasern sich so verhalten.

Ihr Ausgang von den Pyramidenzellen der als motorisch bezeichneten Abschnitte der Großhirnrinde und ihre Endigung in der Nähe der den motorischen Wurzelfasern zum Ursprung dienenden Vorderhornzellen charakterisieren die Pyramidenbahnen als Wege, auf denen corticale Impulse zu den Muskeln geleitet werden. Sie degenerieren bei Querschnittsverletzungen des Rückenmarkes, bei Zerstörungen der entsprechenden Rindenpartien, sowie bei Unterbrechung ihrer Bahn innerhalb des Gehirns in absteigender Richtung.

Fig. 65.



Ursprung der Vorderwurzelfasern aus den Nervenzellen des Vorderhorns. Nach Henle.

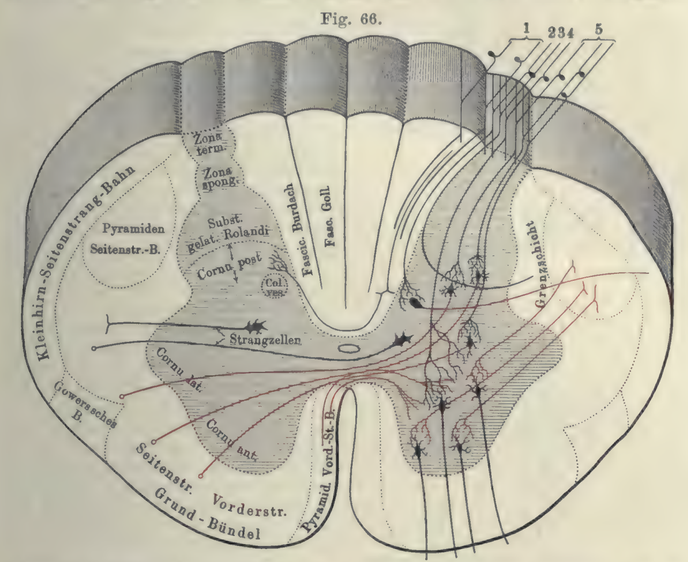
Die Kleinhirnseitenstrangbahnen *(Tractus cerebello-spinales)* bestehen aus Fasermassen, deren Ursprungszellen im Rückenmark gelegen sind und die diese mit dem Kleinhirn verbinden. Sie gehen aus den Neuriten der die Clarkeschen Säulen bildenden Zellenkomplexe hervor. An diese Zellen treten Kollateralen gewisser Hinterwurzelfasern heran. Durch diese Beziehungen einerseits und ferner dadurch, daß die Kleinhirnseitenstrangbahnen nach Rückenmarksdurchschneidung in aufsteigender Richtung degenerieren, sind diese als lange zentripetale Bahnen gekennzeichnet. Dasselbe gilt von den Fasern der Gowersschen Bündel, die nicht aus den Clarkeschen Säulen, sondern aus anderen Zellen, wahrscheinlich aus solchen der Vorderhörner, hervorgehen und teils ebenfalls im Kleinhirn, teils im Kopfmark enden, vielleicht auch bis zum Großhirn ziehen.

Die Gollschen und Burdachschen Stränge setzen sich aus Hinterwurzelfasern zusammen, die in ihnen direkt aufsteigen. Die an den distaler gelegenen Stellen eintretenden Wurzeln verlaufen zunächst eine Strecke weit in den Burdachschen Strängen und werden, je höher sie aufsteigen, durch die neu hinzutretenden Fasermassen mehr und mehr medialwärts in die Gollschen Stränge gedrängt. Im Kopfmark finden diese im Rückenmark ungekreuzt verlaufenden Bahnen ihr vorläufiges Ende, indem sie sich um die Zellen der Hinterstrangkerne (*Nucleus funiculi gracilis* und *cuneati*) aufsplittern. Ihre Ursprungszellen liegen in den Intervertebralganglien. Auf ihrem Wege zur Oblongata geben diese direkten Hinterstrangbahnen zahlreiche Seitenäste an die graue Substanz ab (Reflexkolla-

teralen) und werden dadurch nach oben zu an Masse mehr und mehr verringert. Eine Kreuzung erfahren diese zentripetalen Bahnen erst in ihrer aus den Hinterstrangkernen hervorgehenden Fortsetzung. Die aus den Kernen des zarten Stranges und des Keilstranges entspringenden Neuriten gehen nämlich in der Schleifenkreuzung auf die andere Seite. Sie bilden dann die Schleifenbahn, die in den subcorticalen Ganglien ihr Ende und weiteren Anschluß findet.

Die Grundbündel des Vorderstranges und des Seitenstranges (Vorderseitenstrangreste) degenerieren in ihrer Hauptmasse bei Querläsionen nur auf kurze Strecken, und zwar nach aufwärts wie nach abwärts. Sie stellen daher im wesentlichen kurze Bahnen dar und dienen zur Verknüpfung verschiedener Rückenmarkshöhen miteinander (Assoziationsbahnen). Ihre hauptsächlichste Quelle liegt in den sog. Strangzellen der grauen Substanz, die je einen Fortsatz in die Vorderseitenstränge schicken; dieser Fortsatz teilt sich dort in einen aufsteigenden

Fig. 66.



Schema eines Rückenmarksquerschnittes, in das der zentrale Verlauf einiger wichtiger Züge eingezeichnet ist. Bahnen erster Ordnung schwarz, Bahnen zweiter Ordnung rot. (Im wesentlichen nach L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane 1, 7. Aufl., 1904. Leipzig, Vogel.)

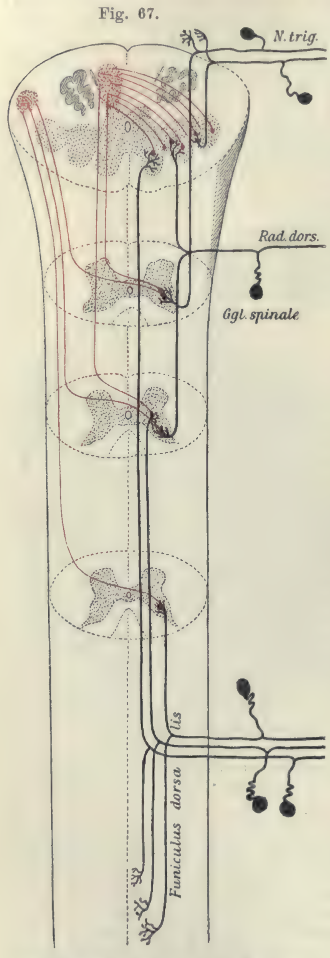
und einen absteigenden Ast, deren jeder nach Abgabe von Kollateralen an die graue Substanz schließlich selbst in diese abbiegt und in ihr endet. Man nimmt an, daß diesen Bahnen eine große Bedeutung für die funktionelle Verknüpfung räumlich entfernt von einander gelegener Nervenkerne zukommt.

Außerdem enthalten die Vorderseitenstrang-Grundbündel auch lange Bahnen. Ein Teil derselben geht aus solchen Nervenzellen der grauen Substanz der anderen Rückenmarkshälfte hervor, an die ein Teil der Hinterwurzelfasern direkt herantritt. Wir haben es hier mit den gekreuzt verlaufenden, sekundären zentripetalen (sensiblen) Bahnen zu tun. Sie lassen sich, medial vom Kleinhirnseitenstrang gelegen, bis zum Sehhügel verfolgen und sind daher als *Tractus thalamo-spinales* bezeichnet worden.

Im Seitenstrang verläuft ferner eine zentrifugal leitende Fasermasse, die aus den Zellen des roten Kernes der Haube hervorgeht, bald nach ihrem Ursprung eine Kreuzung erfährt und im Rückenmark ventral vom Pyramidenseitenstrang zu

finden ist: *Tractus rubro-spinalis* oder Monakowsches Bündel. Durch den roten Kern steht dasselbe andererseits mit dem Kleinhirn und direkt oder indirekt (durch den Sehhügel) auch mit dem Großhirn in Verbindung. Ferner findet man hier, sowie im Vorderstrang die *Tractus tecto-spinales*, die aus dem Mittelhirndach stammen und ebenso wie die *Tractus vestibulo-spinales*, die das Rückenmark mit dem wahrscheinlich dem Vestibularapparat zugehörenden Deitersschen Kern verbinden, zentrifugaler Natur sind und wahrscheinlich zu den Vorderhornzellen in Beziehung treten. Endlich sei noch der im Vorderseitenstrang des Halsmarkes gelegene *Tractus olivaris* (Dreikantenbahn) erwähnt.

Fig. 67.



Sensible Rückenmarksbahnen. Die primären Bahnen schwarz, die sekundären rot. Nach Edinger a. a. O.

In den hier gemachten Angaben über die Gliederung der weißen Substanz und die Beziehungen der Fasersysteme zum Rückenmarksgrau, zu den spinalen Nervenwurzeln und zu den proximaleren Abschnitten des Zentralsystems ist das Wichtigste enthalten, was sich aus der morphologischen Untersuchung über den Verlauf der motorischen und der sensorischen Bahnen ergibt. Könnte man alle in den Wurzeln ins Rückenmark eintretenden Nervenfasern in ihrem spinalen Verlaufe bis zu der nächsten von ihnen erreichten Endstation verfolgen und ebenso den dort sich findenden Anschlüssen bis in das Gehirn hinein nachgehen, so wäre — unter der Voraussetzung der strengen Gültigkeit des Magendie-Bellschen Gesetzes — dem Verlangen nach einer genauen Kenntnis der motorischen und sensiblen Leitungswege im Rückenmarke zunächst genügt, wenn auch dabei noch mancherlei weitere Fragen vorläufig unbeantwortet blieben. Natürlich sind wir von einer solchen morphologischen Lösung unseres Problems weit entfernt.

Das Angeführte bedarf übrigens noch einiger Ergänzungen. Wir gehen dabei von den Spinalwurzeln aus.

Die Vorderwurzeln (Fig. 65) entspringen nach der von den meisten vertretenen Ansicht samt und sonders aus Vorderhornzellen derselben Rückenmarkshälfte, an die teils Kollateralen der Pyramidenseitenstrangbahnen derselben, teils herüberkreuzende Fasern aus den Pyramidenvorderstrangbahnen der anderen Seite herantreten. Daraus und aus dem weiteren Verlauf jener Bahnen geht hervor, daß die durch die Vorderwurzeln zur Muskulatur gelangenden corticalen Impulse von der gegenüber liegenden Gehirnhälfte kommen, und daß eine Kreuzung dieser Bahnen größtenteils im Kopfmark und in geringerem Maße in den oberen Partien des Rückenmarkes stattfindet.

Nach manchen Autoren soll eine Kreuzung der Pyramidenvorderstrangbahnen überhaupt nicht bestehen. In sehr seltenen Fällen findet überhaupt keine, in anderen eine totale Pyramidenkreuzung statt. Die Meinung, daß die Vorderstrangpyramiden nur dem Menschen zukommen, ist nicht richtig, doch sind bei diesem die Pyramidenbahnen weit stärker entwickelt als bei den Tieren. Bei manchen Tieren (Ratte, Maus usw.) verlaufen die Pyramidenbahnen in den Hintersträngen. Aus dem oben Angeführten geht ferner hervor, daß die Ursprungszellen der motorischen Wurzelfasern wahrscheinlich auch unter dem Einfluß von Impulsen stehen, die vermittelst der tecto-spinalen und rubro-spinalen Faserzüge vom Mittelhirn und vom Kleinhirn an sie gelangen, und daß auch der zentrale Vestibularapparat einen Einfluß auf sie geltend machen kann. Vielleicht haben wir es hier mit den Leitungsbahnen für jene bisher noch zu wenig aufgeklärten Einflüsse zu tun, die das kleine Gehirn, der Bogengangapparat und andere sensorische Zentren auf den Tonus und die Energie der willkürlichen Muskulatur ausüben.

Viel verwickelter als der Verlauf der vorderen Wurzeln im Marke gestaltet sich der der hinteren. Man kann in Hinsicht auf ihre Beziehungen unterscheiden: 1. solche, die in den Hintersträngen direkt unter Abgabe von sog. Reflexkollateralen an die graue Substanz hirnwärts ziehen, um dort in den Hinterstrangkernen (*Nucleus funiculi gracilis* und *cuneati*) ihr nächstes Ende zu finden; einen Zweig entsendet jede dieser Fasern gleich nach ihrem Eintritt in distaler Richtung; 2. solche, die sich an die Zellen der Clarkeschen Säulen begeben und dort sich aufsplittern; ihre (indirekte) Fortsetzung finden sie in den Kleinhirnseitenstrangbahnen, die im Oberwurm des Cerebellum enden; 3. solche, die selbst oder durch ihre Kollateralen an andere Zellen der grauen Substanz, besonders der Hinterhörner, herantreten; die Neuriten dieser Zellen ziehen in die andere Rückenmarkshälfte hinüber, sie sind es, die als *Tractus thalamo-spinales* sich bis in die Sehhügelgegend verfolgen lassen.

Die afferenten Impulse, die durch die hinteren Wurzeln in das Zentralorgan gelangen, bedienen sich demgemäß, soweit sie bis zum Gehirn fortgeleitet werden, primär oder sekundär sich kreuzender Bahnen. Die direkten (exogenen) Hinterstrangbahnen gelangen zwar, soweit sie sich nicht schon im Rückenmark durch Abgabe von Kollateralen erschöpft haben, ungekreuzt in die entsprechenden Kerne des Kopfmarkes; aber die von dort ausgehenden Bahnen zweiter Ordnung treten in der Schleifenkreuzung auf die andere Seite und setzen dann erst ihren Weg in das Gehirn fort. Den Ganglienzellen der bulbären Hinterstrangkerne ganz analog ist die Gesamtheit jener spinalen Zellen, an welche die Hauptmasse der Hinterwurzelfasern herantritt und deren Achsenzylinderfortsätze, durch die vordere Kommissur zur anderen Seite herüberkreuzend, als endogene Sekundärbahnen in den Faserzügen des Vorderseitenstranges zum Gehirn aufsteigen. Nur für diejenige sekundäre Bahn, die, aus den Stilling-Clarkeschen Säulen stammend, als Kleinhirnseitenstrangbahn aufwärts zieht, scheint die Kreuzung nicht sicher zu sein; jedenfalls könnte eine solche erst nach dem Betreten der Kleinhirngegend stattfinden.

Sicher steht die Großhirnrinde wie mit den motorischen, so auch mit den sensiblen Wurzeln der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte in Verbindung.

III. Experimentelle und klinische Erfahrungen.

1. Die Bedeutung der verschiedenen Rückenmarksstränge und der grauen Substanz für die Leitung.

Die Entdeckung des Magendie-Bellschen Gesetzes legte den Gedanken nahe, die Bahnen der das Rückenmark auf getrennten Wegen verlassenden Bewegungs- und Empfindungsnerven auch innerhalb des Zentralorgans experimentell zu verfolgen [1]).

[1]) Über die ältere Literatur vgl. Joh. Müller, Handb. d. Physiol. **1**, 692—694, 4. Aufl., 1844; C. Eckhard in Hermanns Handb. d. Physiol. **2** (2), 148 ff., 1879;

Schon früher hatte Walker vermutet, daß den einzelnen von den Anatomen unterschiedenen Strängen des Rückenmarkes eine verschiedene funktionelle Bedeutung zukomme, und, ohne sich auf Versuche stützen zu können, den Vordersträngen die Empfindungsleitung, den Hintersträngen die Leitung der willkürlichen Bewegungsantriebe zugeschrieben. War er zu seiner Behauptung dadurch gekommen, daß er fälschlich die vorderen Rückenmarkswurzeln für die sensiblen, die hinteren für die motorischen hielt, so führte die Entdeckung des wahren Verhaltens viele Forscher zu der Überzeugung, daß die Bewegungsleitung den Vordersträngen, die Empfindungsleitung den Hintersträngen zukomme. Bell selbst, sowie Magendie haben diese Auffassung vertreten, und in den Durchschneidungsversuchen von van Deen, in den Reizungsexperimenten von Kürschner und besonders von Longet fand sie eine experimentelle Stütze. Andere verhielten sich skeptisch oder gelangten direkt zu anderen Resultaten. Vor allem hat Stilling die Bedeutung der grauen Substanz betont, ohne die er eine Fortpflanzung der Empfindungs- wie der Bewegungsimpulse für unmöglich erklärte; auch van Deen hat später sich im wesentlichen zu dieser Ansicht bekannt. Aus den Experimenten von Eigenbrodt dagegen mußte gefolgert werden, daß auch die Seitenstränge motorische, vielleicht auch sensible Bahnen enthalten, und noch mehr tritt deren Bedeutung in den an Kaninchen angestellten Versuchen von Türck hervor. Nach Türck erweisen sich die Seitenstränge als empfindlich gegen mechanische Reize, und ihre Verletzung bewirkt Überempfindlichkeit der gleichen, Anästhesie auf der gegenüberliegenden Körperseite; ferner tritt danach gleichseitige Bewegungslähmung ein, deren Ausdehnung und Dauer sich nach der Größe der Verletzung zu richten scheint, die aber selbst bei vollständiger Durchschneidung eines Seitenstranges stets unvollkommen ist.

Für die experimentelle Erforschung der spinalen Leitung sind von besonders großer Bedeutung geworden die Untersuchungen von Brown-Séquard und von Schiff. Während die zahlreichen, an sehr verschiedenen Stellen gemachten Angaben Brown-Séquards eine Übersicht über die von ihm nach mancherlei Wechsel gewonnenen Ansichten sehr erschweren, hat Schiff seine an Fröschen und Säugetieren angestellten Versuche und ihre Ergebnisse in seinem Lehrbuch (1858/59) im Zusammenhang niedergelegt, und es scheint nicht, daß die vier Dezennien, die Schiff noch nach dieser Veröffentlichung der Physiologie hat widmen dürfen, seine Meinung über die Leitungsverhältnisse im Rückenmark in wesentlichen Punkten geändert haben[1]). Diese Meinung gipfelt in betreff der Bewegungsleitung darin, daß sie den Vordersträngen und der grauen Substanz zukomme.

Einerseits nämlich wurden in einigen Versuchen noch Reste von willkürlicher Bewegung beobachtet, nachdem in der Höhe der obersten Brustwirbel das ganze Rückenmark mit Ausnahme der Vorderstränge (und eines guten Teiles der Seitenstränge) durchschnitten worden war, andererseits blieb nach Durchschneidung der

---

A. Grünhagen (Funke), Lehrb. d. Physiol. 3 (7. Aufl.), 16 ff., 1887. Ich führe noch besonders an: F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von Hein) 1, 228 ff., 1847; J. Stilling, Unters. über die Funktion des Rückenmarkes und der Nerven. Leipzig 1842; L. Türck, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, 6, 427, 1851; M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. Lahr 1858/59, S. 228 ff. (Besonders beachtenswert sind in diesem Werke auch noch heute die einleitenden Bemerkungen zur Methodik der Rückenmarksversuche); Brown-Séquard, Lectures on the physiology and pathol. of the nerv. centres. Philadelphia 1860. Weitere Arbeiten von Schiff und Brown-Séquard s. später.

[1]) Vgl. M. Schiff, Allg. Wien. med. Zeitung 1877, Nr. 43, ferner den betreffenden Abschnitt in den Ges. Beiträgen zur Physiologie 3, 242 ff., Lausanne 1896, und A. Herzen, Revue méd. de la Suisse romande 20, 17/18 d. S.-A., 1900.

Vorderstränge allein die Bewegung erhalten, ging aber, wenn dazu noch die ganze graue Substanz durchschnitten wurde, gänzlich verloren.

Was die Empfindungsleitung anlangt, so unterscheidet Schiff zwischen der Leitung schmerzhafter und taktiler Empfindungen und weist beiden eine verschiedene Bahn an: Während der Schmerz durch die graue Substanz geleitet wird, übernehmen die Hinterstränge die Fortleitung der Tastempfindungen.

Die Bedeutung der Hinterstränge erläutert folgender Versuch, den Schiff zuerst auf der Karlsruher Naturforscherversammlung im Jahre 1858 demonstrierte: Wenn Kaninchen starke Blutverluste erleiden, werden sie gegen taktile Reize hochempfindlich. Wird einem solchen Tiere das ganze Mark mit Ausschluß der Hinterstränge (in den untersten Halssegmenten) durchschnitten, so reagiert es auf leise Berührung der Hinterfüße oder des Bauches, auf Anblasen der Haut durch plötzliches Erheben des Kopfes, Bewegung der Ohren u. dgl., bleibt aber völlig in Ruhe, wenn man die Pfote oder den Schwanz heftig drückt oder zerquetscht oder sogar den Ischiadicus zermalmt. Schiff hat diesen Zustand mit den pathologischen, auch durch Bleivergiftung oder Äthernarkose herbeigeführten Fällen von Analgesie in Parallele gestellt, in denen dei Erhaltung der Tastempfindlichkeit jede Schmerzempfindung aufgehoben ist [1]). Andererseits sah Schiff die Hinterbeine eines Tieres ihre Schmerzempfindlichkeit bewahren, wenn im Dorsalmark die gesamte weiße Substanz unter Schonung der grauen durchschnitten wurde; ja sie war erhalten, wenn nur noch eine kleine Brücke der grauen Masse bestehen blieb [2]). Bemerkenswert ist, daß nach Schiff unter solchen Umständen schmerzhafte Reize sogar noch richtig lokalisiert werden können.

Je geringer die Masse unverletzter Substanz, desto mehr fand sich die Gefühlsleitung verlangsamt, eine Beobachtung, die vielfach das Interesse der Pathologen erregt hat, da Fälle von verlangsamter Leitung (verspäteter Empfindung) auch beim Menschen vorkommen.

Eine neue Ära der Rückenmarksforschung beginnt mit den einschlägigen Arbeiten der Ludwigschen Schule [3]).

In methodischer Beziehung bringen sie einen großen Fortschritt. Die Begrenzung des zu führenden Schnittes wird nicht mehr der wenn auch noch so geübten, doch nicht völlig zuverlässigen Hand des Operateurs überlassen, sondern die Verletzung geschieht durch ein in fester Führung befindliches, genau in der gewünschten Richtung und Ausdehnung schneidendes Instrument. Nach Beendigung des Versuchs wird die gesetzte Verwundung durch Anfertigung von mikroskopischen Schnittreihen und vergrößerte photographische Darstellung der Schnitte in der denkbar vollkommensten Weise kontrolliert.

Besonders bemerkenswert sind die Versuche von Woroschiloff. Sie haben zu dem damals vielen unerwarteten, aber bereits aus Versuchen von

---

[1]) Siehe darüber E. H. Weber, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 3 (2), 565, 1846. Daselbst auch die berühmte Selbstbeobachtung des Genfer Arztes Vieusseux. — [2]) Die wörtliche Angabe lautet dahin, daß „eine äußerst kleine Brücke grauer Substanz, mag sie im Zentrum, in den Seitenteilen, oben oder unten von der grauen Masse liegen, mag sie eine einfache longitudinale, schräge oder gebrochene Richtung haben, fähig ist, das Druck- und Schmerzgefühl von allen Teilen des Hinterkörpers nach dem Gehirn zu leiten". Ges. Beitr. z. Physiol. 3, 248. — [3]) F. Miescher, Berichte d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1870, S. 404; F. Nawrocki, ebenda 1871, S. 585; C. Dittmar, ebenda 1873, S. 455; Woroschiloff, ebenda 1874, S. 248. Im Texte wird nur die letztere Arbeit besprochen, die anderen handeln von den Rückenmarkswegen, die von den reflektorische Blutdrucksteigerung herbeiführenden zentripetalen Bahnen eingeschlagen werden, und lokalisieren sie ebenfalls in die weißen Seitenstränge.

Türck, Chauveau u. a. abzuleitenden [1]), von unserem heutigen anatomischen Standpunkte aus sehr verständlichen Ergebnis geführt, daß den bisher meist zu wenig gewürdigten Seitensträngen eine wesentliche Bedeutung für die Fortleitung der sensiblen wie der motorischen Impulse zukommt.

Wird in der Höhe des letzten Brustwirbels beim Kaninchen ein Querschnitt durch das Rückenmark angelegt, der nur die beiden Seitenstränge schont, so erleidet weder der reflektorische Zusammenhang zwischen dem vorderen und dem hinteren Abschnitt des Tieres eine Störung, noch werden die Bewegungen des Hintertieres beeinträchtigt, während eine Durchschneidung beider Seitenstränge Bewegung und Empfindung des Hintertieres völlig lähmen soll.

Weder die Hinter- und Vorderstränge noch die graue Substanz enthalten nach diesen Versuchen „lange" Leitungsbahnen, die den funktionellen Verkehr des Gehirns mit den aus dem Rückenmark hervorgehenden Bewegungs- und Empfindungsnerven vermitteln; vielmehr sollen die bis zum Gehirn aufsteigenden motorischen und sensiblen Bahnen allein auf die Seitenstränge angewiesen sein.

Da diese Sätze nur aus Versuchen erschlossen worden waren, die am Kaninchen angestellt waren und zunächst nur für das der Brust-Lendenmarkgrenze entsprechende Niveau Geltung beanspruchen durften, war es wichtig, daß N. Weiß beim Hunde zu gleichen Ergebnissen gelangte und daß Ott und Smith sie auch für das Halsmark des Kaninchens bestätigten [2]).

Freilich war damit das letzte Wort in dieser Sache nicht gesprochen. Schiff vertrat auch gegenüber den Versuchen von Woroschiloff auf Grund neuer Experimente seine früheren Ansichten aufs neue [3]). Aber auch die Untersuchungen anderer lehrten, daß den Seitensträngen eine ausschließliche Bedeutung für die Leitung nicht zukommen kann [4]).

Bei manchen dieser Versuche, bei denen der durch die kurze Versuchsdauer der Woroschiloffschen Experimente vielleicht bedingte Fehler vermieden wurde, bleibt allerdings fraglich, ob jene Leitungswege, die sich nach

---

[1]) L. Türck, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, **6**, 427, 1851; A. Chauveau, Compt. rend. Acad. des sciences **44**, 986, 1837; auch von Hohn (Einige Versuche über den Faserverlauf im Rückenmark, Würzburg 1857) waren die bei der Durchschneidung einer Markhälfte beobachteten Erscheinungen (homolaterale Bewegungslähmung, Herabsetzung oder Verlust der Empfindlichkeit auf der anderen Seite) auf die Seitenstrangzerstörung bezogen worden, die, für sich ausgeführt, dieselben Folgen hatte. — [2]) N. Weiß, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., **80** (3), 1879; J. Ott and R. Smith, Americ. Journ. of med. sciences 1879, Octbr. Doch vgl. G. R. Wood Field in Otts Contributions to the physiol. and pathol. of the nervous system, Part **4**, 1882, wo zwar den Seitensträngen die Leitung der willkürlichen Bewegungsimpulse und die Schmerzleitung, teilweise auch die Fortpflanzung taktiler Erregungen zugeschrieben, daneben aber anerkannt wird, daß auch die Hinterstränge neben den „koordinatorischen" auch taktile und die Vorderstränge gleichfalls willkürlich-motorische Impulse leiten. — [3]) M. Schiff, Allg. Wien. med. Zeitung 1879, Nr. 43. Ges. Beitr. z. Physiol. **3**, 242 bis 441, 1896. — [4]) K. Osawa, Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes. Inaug.-Diss., Straßburg 1882; W. Kusmin, Wien. med. Jahrb. 1882, S. 355; A. Borgherini (u. S. Stricker), Mitteil. a. d. Inst. f. allg. Pathol. in Wien 1886. Schon nach wenigen Tagen wurde in Borgherinis Versuchen das infolge der Durchschneidung eines Seitenstranges gelähmte Glied wieder beweglich; die darauf folgende Durchtrennung des anderen Seitenstranges lähmte es aufs neue; doch ging auch diese Lähmung im Laufe einiger Wochen, wenn auch unvollständig, zurück.

eingreifenden Durchschneidungen schließlich imstande zeigten, Empfindung und Willkürbewegung zu vermitteln, schon unter gewöhnlichen Verhältnissen diesen Zwecken dienen, ob durch diese Experimente nicht vielleicht nur Hilfsbahnen aufgedeckt wurden, die nur im Notfall, beim Versagen der Seitenstrangleitung, zur Verwendung kommen, während in der Norm allein diese als die Bahn geringsten Widerstandes betreten wird.

Jedenfalls ist auf die von Woroschiloff gefundene Tatsache, daß bei alleiniger Schonung der weißen Seitenstränge Bewegung und Empfindung erhalten bleiben, ein größerer Wert zu legen als auf seine Angabe, daß mit ihrer alleinigen Durchschneidung beide verschwinden. Der erste Satz genügt, um die große Bedeutung der Seitenstränge für den Leitungsvorgang zu kennzeichnen, auch dann, wenn man ihn nicht dahin auffaßt, als blieben bei alleiniger Erhaltung der Seitenstränge Bewegungs- und Empfindungsleitung völlig normal und ungeschädigt. Zu einer solchen Auffassung würden in der Tat die Woroschiloffschen Versuche nicht berechtigen, da die Sensibilitäts- und Motilitätsprüfung hier nur eine summarische sein konnte.

Wenden wir uns nunmehr an diejenigen Untersuchungen, die sich mit der Bedeutung der übrigen Rückenmarksstränge sowie der grauen Substanz beschäftigt haben.

Das wenige, was über die Vorderstränge zu berichten ist, soll später angeführt werden (s. S. 390 u. 391).

Zahlreichere Untersuchungen liegen in betreff der Hinterstränge vor; doch ist eine völlige Aufklärung über ihre Leistungen noch nicht erreicht. Das klassische Experiment von Schiff ist von Osawa[1]) mit negativem Ergebnis wiederholt worden; denn er sah bei Hunden, Kaninchen und Katzen nach Durchschneidung des ganzen Markes mit Ausnahme der Hinterstränge mit der Motilität auch die Empfindlichkeit völlig schwinden und selbst nach zwei bis fünf Tagen nicht zurückkehren. Andererseits konnte er sich bei mehreren Tieren (Hunden, Katzen), denen die Hinterstränge im unteren Teile des Halsmarks durchschnitten worden waren, nicht nur von dem Bestehenbleiben der Schmerzempfindlichkeit überzeugen, sondern er fand auch deutliche Zeichen von Tastempfindung.

Andere Beobachter erhielten indessen bei Hinterstrangdurchschneidung wieder Ergebnisse, die mit den Anschauungen von Schiff zu stimmen schienen[2]). Einer der neuesten Autoren (Borchert) nimmt eine vermittelnde Stellung ein: er findet beim Hunde neben der Schmerzempfindung auch die Berührungsempfindung zwar erhalten, aber abgestumpft und die feinere Lokalisation der Reize geschädigt[3]).

Diese letzteren Angaben dürften mit gewissen am Menschen gemachten Erfahrungen übereinstimmen, denen zufolge selbst bei fortgeschrittener Tabes und

---

[1]) K. Osawa, a. a. O., S. 96 u. 97; C. Martinotti, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1890, Suppl., S. 182, hat bei Kaninchen nach Zerstörung der Hinterstränge ebenfalls keine Empfindungsstörung gesehen. — [2]) A. Herzen u. N. Löwenthal, Arch. de physiol. 1, 260, 1886; A. Bickel, Münch. med. Wochenschr. 1898, Nr. 37 (er findet nach jener Operation bei einem Hunde Leitungshemmung für Tast- und Kältereize); A. Herzen, Revue méd. de la Suisse romande 1900, p. 5 (kommt zu einem ähnlichen Ergebnis). — [3]) M. Borchert, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, S. 389.

ausgedehnter Entartung der Hinterstränge die Tastempfindung erhalten sein kann[1]). Auch hier wird einer gewissen Stumpfheit des Gefühls und Störung des örtlichen Unterscheidungsvermögens Erwähnung getan.

Die tabischen Symptome haben die Aufmerksamkeit auf eine andere, von vielen in Beziehung zu den Hintersträngen gebrachte Sinnesstörung gelenkt, nämlich auf die Schädigung (bzw. den Ausfall) des Muskelsinnes, in der zahlreiche Kliniker die Ursache der charakteristischen Koordinationsstörungen (Ataxie) erblicken. Gegenwärtig sind auch viele Experimentatoren überzeugt, daß den Hintersträngen, und zwar deren langen Bahnen ein Anteil an der Vermittelung der unter diesem Namen zusammengefaßten Gefühle (der „tiefen" Sensibilität) zukomme[2]).

Eine wesentliche Bedeutung für die Schmerzleitung kann den Hintersträngen kaum zugeschrieben werden.

In gar keiner Beziehung dürften sie zur Bewegungsleitung stehen[3]): ihre Durchschneidung und ihre degenerative Zerstörung hat keinen eigentlichen Bewegungsausfall zur Folge.

Schiff beobachtete bei Reizung distalwärts abgelöster Hinterstranglappen keine motorischen Wirkungen[4]). Sherrington hat allerdings die Reizung am distalen Hinterstrangquerschnitt wirksam gefunden; er betrachtet aber den Erfolg wohl mit Recht als einen reflektorischen, indem er annimmt, daß durch eine antidrome Reizleitung Kollateralen der sensiblen Bahnen in Tätigkeit gesetzt werden[5]).

Es bleibt noch übrig, die Bedeutung der grauen Substanz des Rückenmarks für die Leitungsvorgänge zu behandeln. Ihre Beteiligung an der motorischen und sensiblen Leitung ist außer aller Frage; denn wenn alle vorderen Wurzelfasern aus Zellen der grauen Vordersäulen hervorgehen und wenn der bei weitem größte Teil der hinteren Wurzelfasern gleich nach ihrem Eintritt ins Rückenmark in der grauen Substanz sein vorläufiges Ende findet oder sie wenigstens durchzieht, so braucht nicht erst auf die oft trügerischen Aussagen des Experimentes gewartet zu werden, um über die Bedeutung der grauen Masse für die Leitung zu entscheiden. Aber das Experiment führt zu demselben Resultat. Man kann das Lendenmark des Kaninchens durch Kompression der Bauchaorta des arteriellen Blutzuflusses berauben und sieht danach in wenigen Minuten eine absolute Motilitäts-

---

[1]) E. v. Leyden u. Goldscheider, Die Erkrankungen des Rückenmarks und der *Med. oblongata*, Wien 1897, S. 547; H. Oppenheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Suppl., S. 12. — [2]) J. Borowikow, Die Bedeutung des Hinterstranges des Rückenmarks für die Leitung des Muskelsinnes. Diss., Petersburg 1900. Ref. in Neurol. Zentralbl. **21**, 65, 1902; W. v. Bechterew, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1890, S. 489. Ob das von ihm beobachtete Taumeln und Schwanken nach Verletzung des *Nucleus funic. gracil.* oder Durchschneidung der Hinterstränge beim Hunde auf eine auf Muskelsinnstörung zu beziehende Ataxie zurückzuführen ist, kann fraglich sein. Taktile Störungen waren nicht vorhanden. Ähnliche Erscheinungen beobachtete A. Tschermak (Arch. f. Anat. [u. Physiol.] 1898, S. 346) bei der Katze nach einseitiger Abtragung der Hinterstrangkerne. Auch hier waren keine gröberen Störungen der Hautsensibilität nachweisbar. Vgl. auch Ferrier u. Turner, Philos. Transact. **185** (2), 755, 1895 (Versuche am Affen); E. Münzer u. H. Wiener, Neurol. Zentralbl. **18**, 962, 1899. — [3]) Über frühere Angaben darüber s. C. Eckhard, Hermanns Handb. **2** (2), 155/156. — [4]) M. Schiff, Ges. Beitr. z. Physiol. **3**, 268, Lausanne 1896. — [5]) C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. **61**, 243, 1897. Ob diese Hypothese zur Erklärung des Reflexes notwendig ist, bleibe dahingestellt.

und Sensibilitätslähmung des Hinterkörpers eintreten. Bei etwa einstündiger Abklemmung wird diese Lähmung dauernd. Ehrlich und Brieger haben nachgewiesen, daß die anatomische Grundlage dieses dauernden Funktionsausfalles eine Nekrose der grauen Substanz im Bereich der Blutsperrung ist. Auch die unmittelbare Folge des Aortenverschlusses ist auf die Lähmung der grauen Substanz zu beziehen, da eine so große Abhängigkeit der weißen Fasermassen vom Blutstrome nicht wahrscheinlich ist. Doch ist zuzugeben, daß letzteres nicht sicher bewiesen ist.

Nehmen wir die Beteiligung der grauen Substanz bei der Leitung als sicher an, so bleibt noch zu untersuchen, ob sie bei allen das Gehirn mit der Peripherie des Körpers verbindenden Leitungen notwendig beteiligt ist oder ob es auch Impulse gibt, die mit Umgehung der grauen Masse fortgepflanzt werden können. Hierbei könnte es sich nur um gewisse zentripetale Impulse handeln, für die man die direkten exogenen Hinterstrangfasern verantwortlich gemacht hat. Die Beantwortung dieser Frage scheint daher mit der schon berührten nach der Bedeutung der Hinterstränge für die Leitung zusammenzufallen. Doch ist zu bemerken, daß, wenn man diesen auch eine gewisse Beteiligung an der Empfindungsleitung zugesteht, diese nicht notwendigerweise auf exogene Bahnen angewiesen zu sein brauchte, daß vielmehr mancherlei Gründe für die Annahme sprechen, daß auch hierbei primär die graue Substanz beteiligt ist, die, wenigstens bei manchen Tierarten (z. B. Kaninchen), Hinterstrangfasern zum Ursprung dient.

Ganz verschieden ist diese Auffassung einer Beteiligung der grauen Masse an der motorischen und sensiblen Leitung von der von Schiff vertretenen Ansicht, der zufolge ein Teil der afferenten Impulse (Schmerzempfindung) lediglich durch die graue Substanz fortgepflanzt werden soll. Durch die Erfahrung, daß die alleinige Erhaltung der Seitenstränge (in einem bestimmten Rückenmarksniveau) zur Erhaltung der Schmerzleitung genügt, ist diese Annahme widerlegt. Sie wird auch dadurch nicht bewiesen, daß bei eingreifenden Durchschneidungen eine graue Substanzbrücke genügt, um die Leitung schmerzhafter Erregungen möglich zu machen; denn dies beweist nur, daß sie im Notfall, d. h. wenn sozusagen alle Stränge reißen, die Leitung übernehmen kann. Dasselbe gilt von den Beobachtungen über die Symptome der Syringomyelie beim Menschen, in denen Schiff eine glänzende Bestätigung seiner Anschauungen sehen zu dürfen geglaubt hat [1]). Hier ist die graue Substanz zerstört und bei Erhaltung der taktilen Leitung Analgesie und Thermanästhesie vorhanden. Doch genügt, um diesen Ausfall zu erklären, die Annahme, daß die entsprechenden Bahnen die graue Substanz zwar passieren, aber nicht in ihr verbleiben.

Trotz der dagegen erhobenen Einwände hat die Ansicht von Schiff auch neuerdings noch Vertretung gefunden [2]).

Die weiteren und zwar spezielleren Angaben über die Leitungsbahnen im Rückenmark können erst behandelt werden, nachdem darüber berichtet worden ist, was man auf experimentellem Wege über die Kreuzung derselben ermittelt hat. Es soll dann versucht werden, ein Bild von der motorischen und der sensiblen Leitung zu entwickeln, wie es aus dem vorliegenden Versuchsmaterial und aus dem, was auf anatomischem Wege festgestellt ist, sich ergibt.

---

[1]) M. Schiff, Ges. Beitr. 3, S. 268 und 269 (Zusatz vom Jahre 1895). — [2]) H. H. Tooth, Journ. of Physiol. 13, Suppl., p. 773, 1892.

2. Die Kreuzung der Leitungsbahnen.

a) Tierversuche.

In der Absicht, Auskunft über die Kreuzung der spinalen Leitungsbahnen zu erhalten, ist die Durchtrennung einer Seitenhälfte des Rückenmarkes von zahlreichen Beobachtern ausgeführt worden[1]).

Indem ich hier die einschlägigen, teilweise nur auf den Frosch bezüglichen Angaben von Fodéra, Schöps, van Deen, Stilling, Türck, Budge, van Kempen, Valentin, v. Bezold, Volkmann, Kölliker, Eigenbrodt nur erwähne, wende ich mich zu den am meisten beachteten Forschungsergebnissen von Brown-Séquard[2]) und von Schiff[3]).

Brown-Séquard, dessen Ansichten über die Motilitätslähmung nach einseitiger Markdurchschneidung zu verschiedenen Zeiten verschieden lauteten, schließlich aber wohl dahin gingen, daß die Bewegung auf der Schnittseite aufgehoben, auf der anderen erhalten sei, sah die Empfindlichkeit des Hintertieres auf der Seite des Halbschnittes gesteigert (Hyperästhesie), auf der Gegenseite vernichtet oder sehr geschwächt. Schiff, der besonders den Hund als Versuchstier benutzte, fand nach der hinter dem 4. Halswirbel vorgenommenen Durchtrennung einer Markhälfte anfangs die Bewegungsfähigkeit beider Körperhälften geschwächt; schließlich blieb aber nur eine Bewegungsschwäche beider Gliedmaßen der verletzten Seite zurück, die sich auf eine Parese der Adduktoren beziehen ließ. Von Empfindungsstörungen erwähnt er die gleichseitige Hyperästhesie, die anfangs rasch zunimmt, sich dann aber verringert und nach ein bis drei Wochen verschwunden ist und einer etwas herabgesetzten Schmerzempfindlichkeit Platz gemacht hat. Auf der anderen Seite ist nach Schiff der Hinterkörper anfangs ganz gefühllos; später stellt sich die Empfänglichkeit für schmerzhafte Druckreize zwar wieder her, doch bleibt meistens eine dauernde Unterempfindlichkeit zurück. Die Tastempfindung ist auf der verletzten Seite verloren, auf der anderen herabgesetzt.

Weiß[4]) fand bei Hunden nach einem seitlichen Halbschnitt zwischen letztem Brust- und oberstem Lendenwirbel Sensibilität und Motilität anfangs beiderseits fast völlig verloren. Schon nach ein bis zwei Stunden wurde aber das Bein der unverletzten Seite wieder beweglich, das andere blieb zunächst völlig gelähmt. Die Empfindlichkeit war beiderseits gleich, aber herabgesetzt; dabei verblieb es auch bei längerer Beobachtung, während sich die Motilität des gelähmten (gleichseitigen) Beines allmählich wieder herstellte.

Osawa[5]) hat bei Hunden seitliche Halbschnitte in derselben Höhe wie Weiß ausgeführt. Gleich nach der Operation fand er beide Hinterbeine gelähmt und

---

[1]) Die ältere Literatur bei F. A. Longet, Anat. und Physiol. d. Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) **1**, 227, 1847; ausführliche Darstellung der späteren (bis 1882) bei K. Osawa, Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes, Inaug.-Diss., Straßburg 1882. Die ersten Durchschneidungen einer Seitenhälfte des Rückenmarkes scheint Galen, und zwar an Schweinen, ausgeführt zu haben. (De anatomicis administrationibus lib. **8**, cap. 6, 8, 9.) Auch die Teilung des Markes in zwei Längshälften (s. unten) hat er gemacht. Da im letzteren Falle keine Lähmung eintrat, dagegen nach der queren Durchtrennung einer Markhälfte Bewegung und Empfindung auf derselben Seite verloren gingen, schloß er auf den ungekreuzten Verlauf der spinalen Leitungsbahnen. — [2]) E. Brown-Séquard, Compt. rend. **24**, 389, 1847; Experimental and clinical researches on the physiology and pathology of the spinal cord, Richmond 1855; Journ. de la physiol. **6**, 124, 232, 581, 1863/65; Arch. de physiol. **1**, 610 u. 716, 1868; **2**, 236 u. 693, 1869; **6** (5. sér.), 195, 1894. Über weitere Mitteilungen dieses Forschers siehe die unten zitierte Arbeit von Oppenheim, S. 28, sowie Osawa, a. a. O., S. 13. — [3]) M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. des Menschen, Lahr 1858/79, S. 255 ff. u. 288 ff. — [4]) N. Weiß, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **80** (3), 1879. — [5]) K. Osawa, a. a. O.

gefühllos. Die Beweglichkeit des Beines der unverletzten Seite stellte sich schon nach einigen Stunden oder Tagen wieder her, die der anderen Seite viel langsamer. Erst gegen Ende der ersten Woche traten hier willkürliche Bewegungen wieder auf; nach zwei bis vier Wochen konnten die Tiere wieder laufen. Nach ein bis zwei Monaten war die Bewegungsstörung gänzlich beseitigt. Später erst stellte sich die Empfindlichkeit wieder ein. Auf der nicht verletzten Seite waren Spuren davon im Laufe der zweiten Woche, an der anderen erst viel später bemerkbar. Dann wuchs sie beiderseits; doch blieb sie fast immer dauernd etwas unter der Norm. Bei Katzen sah Osawa Sensibilität und Motilität viel früher wiederkehren als bei Hunden.

Auch die neueren Beobachter stimmen in bezug auf die motorische Funktion dahin überein, daß die der Verletzung gegenüberliegende Seite höchstens vorübergehend in ihrer Beweglichkeit geschädigt wird, daß aber auch die anfängliche Lähmung der dem Halbschnitt entsprechenden Seite völlig oder fast vollständig zurückgeht. So fand Mott[1]) beim Affen drei Wochen nach der Verletzung die Motilität nur wenig beeinträchtigt, Schäfer[2]) bei demselben Tier von der anfangs vorhandenen Bewegungslähmung später nichts mehr nachweisbar. Ähnlich lauten die Angaben von Turner[3]) für den Affen, von Bottazzi[4]) für den Hund, von Marshall[5]) für die Katze.

Was dagegen die Empfindlichkeit anlangt, so besteht keine völlige Übereinstimmung. Schäfer sah auf der operierten Seite anfängliche Hypästhesie; doch kehrte schon nach wenigen Tagen die Empfindlichkeit auch für schwache Hautreize und die Lokalisation für solche wieder. Auf der gegenüberliegenden Seite fand er überhaupt keine Sensibilitätsstörung. Turner fand nach hohen Semisektionen auf der Gegenseite für die obere Extremität anfangs Schmerz- und Temperaturempfindung aufgehoben, die Tastempfindung erhalten, für die untere Extremität völlige Anästhesie. An beiden Extremitäten ging aber die Empfindungslähmung zurück, vollständiger im Arm als im Bein. Mott gibt an, daß er noch nach drei Wochen Herabsetzung der Schmerzempfindung auf der Gegenseite, aber noch größere Sensibilitätsstörungen auf der operierten Seite beobachtet habe, auf der nicht nur die Schmerzempfindlichkeit ebenfalls verringert, sondern auch Muskelgefühl, Tast- und Temperaturempfindung aufgehoben war. Alle diese Angaben beziehen sich auf den Affen.

Beim Hunde fand Bottazzi dauernd eine geringere Hypalgesie (Unterempfindlichkeit für schmerzhafte Reize) auf der operierten, eine größere auf der anderen Seite, während die erstere Seite zugleich taktile und thermische Anästhesie aufwies. Letztere Beobachtung machte auch Marshall bei der Katze.

Ich selbst habe gelegentlich bei Meerschweinchen, denen ich das Rückenmark im untersten Brustteil einseitig durchschnitten hatte, im Laufe von Monaten die anfänglich vorhandenen Bewegungs- und Empfindungsänderungen völlig schwinden sehen, so daß weder ein Empfindlichkeitsunterschied, noch irgend welche merkliche Bewegungsschwäche der beiden Hinterbeine nachgewiesen werden konnte. Bei einer Katze sah ich vier Monate nach der Durchschneidung einer Halsmarkhälfte nur eine geringe, anscheinend ataktische Bewegungsschwäche der operierten Seite; doch fehlen hier genauere Sensibilitätsprüfungen.

Aus den vorliegenden, miteinander nicht immer leicht zu vereinbarenden Angaben dürfte doch soviel hervorgehen, daß, wenn man von den ersten, zweifellos dem Shock zuzuschreibenden Defekten absieht, die Folgen der Durchschneidung einer seitlichen Rückenmarkshälfte bei den Säugetieren sich zunächst äußern 1. in einer Bewegungslähmung der der Verletzung entsprechenden Seite und 2. in einer Empfindungslähmung, die

---

[1]) F. W. Mott, Philos. Transact. Roy. Soc. **183**, 1, 1892. — [2]) E. A. Schäfer, Proc. Physiol. Soc. Journ. of Physiol. **24**, XXII, 1899. — [3]) W. A. Turner, Brain **15**, 116, 1892. — [4]) F. Bottazzi, Zentralbl. f. Physiol. 8, 530, 1894. — [5]) Ch. D. Marshall, Proc. Roy. Soc. **57**, 475, 1895.

beide Körperhälften betrifft, für keine von beiden absolut, auf der gekreuzten Seite aber meist stärker ist und auf der gelähmten durch eine meist vorübergehende Überempfindlichkeit verdeckt werden kann. Später kommt es zum Ausgleich. Dieser kann für die motorischen Leistungen ein vollständiger sein, doch können auch homolaterale Paresen zurückbleiben. Auch die Sensibilitätsstörungen scheinen im Laufe der Zeit gänzlich schwinden zu können; doch dürfte meistens eine gewisse beiderseitige, wenn auch nicht beiderseits gleichwertige Gefühlsabstumpfung dauernd zurückbleiben.

Für die Kreuzungsfrage sind natürlich nur die primären Symptome verwendbar, da jene nur dann einen Sinn hat, wenn man von den möglichen Kompensationen absieht. Aus den Anfangssymptomen aber folgt, daß die Bewegungsbahnen ohne Kreuzung, die Empfindungsbahnen größtenteils gekreuzt, teilweise aber ungekreuzt durch das Rückenmark laufen. Andererseits ist aus der späteren Rückbildung der Störungen zu entnehmen, daß nach Unterbrechung der gewöhnlich eingeschlagenen Wege beide Markhälften Bewegungs- wie Empfindungsimpulse für jede oder von jeder der beiden Körperhälften zu leiten vermögen.

An die einfachen Semisektionen des Markes schließen sich Versuche an, bei denen zu einem Halbschnitt in gewissem Abstande davon noch ein zweiter, die andere Markhälfte durchtrennender gefügt wird.

Versuche dieser Art sind zuerst von van Deen und Stilling, Valentin (an Fröschen), von Eigenbrodt, Schiff, Brown-Séquard, Weiß (an Säugetieren) ausgeführt worden. Manche sahen danach Bewegungsfähigkeit und Empfindung schwinden. Schiff sah beide, wenn auch vermindert, wiederkehren, und damit stimmt auch das überein, was Osawa gefunden hat. Nach dem zweiten Halbschnitt verhalten sich, wenn man ihn ausführt, nachdem die durch den ersten gesetzten Störungen wieder kompensiert sind, Motilität und Sensibilität ähnlich wie das erste Mal, d. h. sie kehren nach anfänglicher Störung allmählich zurück; doch geschieht dies später und unvollständiger als nach dem ersten Schnitte.

Sogar ein dritter Halbschnitt kann noch, wie derselbe Autor fand, den beiden ersten hinzugefügt werden, ohne daß die Bewegungsfähigkeit gänzlich aufgehoben wird. Freilich bleibt sie stark gestört, und die Empfindlichkeit kehrt nicht mehr zurück [1]).

Der Schluß, den diese Versuche, aus denen naturgemäß für die normalen Leitungswege nicht viel zu entnehmen ist, erlauben, ist der, daß Bewegungs- und Empfindungsimpulse höchst verschlungene Wege einschlagen können, um das Erfolgsorgan zu erreichen. Ich möchte hier indes nicht, wie dies geschehen ist, von „geschlängelten Leitungsbahnen" sprechen, da man unter solchen bereits gebahnte Wege verstehen würde, während hier doch offenbar der seinen gewöhnlichen Pfad unterbrochen findende Impuls sich auf Umwegen und unter Benutzung von Seitengassen einen neuen sucht.

---

[1]) Auch dieser Versuch ist bereits im Jahre 1853 von Schiff angestellt worden, freilich mit anderem Ergebnis. „In einem Versuche", sagt er, „ist es mir gelungen, zuerst die rechte Hälfte bis über die Mitte einzuschneiden, zwei Wirbel höher die linke und noch zwei Wirbel höher wieder die rechte, und die Empfindung war erhalten." (Ges. Beitr. z. Physiol. 3, 256.)

Zu demselben Schlusse führen auch die von einigen angestellten Versuche mit Durchschneidung einer dorsalen oder ventralen Markhälfte; doch soll hier näher auf sie nicht eingegangen werden.

Auch mediane Teilungen des Markes, teils in größerer Ausdehnung, teils auf einem beschränkten Gebiete, sind mehrfach gemacht worden.

Zumeist betreffen sie den Frosch (Valentin, Stilling, Volkmann). Bei Säugetieren haben Oré und Schiff nach partiellen Längsteilungen noch Reste von Empfindung in den entsprechenden Gliedern bestehen, andere sie gänzlich schwinden sehen. Die Motilität fand Brown-Séquard erhalten, während andere mehr oder minder große Störungen beobachtet haben. Indessen ist die genaue Innehaltung der Medianebene bei dieser schwierigen und sehr eingreifenden Operation nicht leicht. Den Angaben über Funktionsausfälle wird man daher mit einigem Mißtrauen begegnen müssen. Aus anatomischen Gründen wäre anzunehmen, daß eine gelungene Zerlegung des Rückenmarks in zwei Seitenhälften etwa in der ganzen Ausdehnung der Lendenanschwellung die Bewegung der hinteren Extremitäten gar nicht beeinträchtigen, ihre Empfindlichkeit dagegen zwar nicht vollständig, aber doch teilweise aufheben müßte. Die Atembewegungen können nach medianer Teilung des ganzen Halsmarkes bilateral erhalten bleiben, wenn Abweichungen des Schnittes nach einer Seite vermieden werden[1]).

Die Bahn, die nach Unterbrechung der Leitungsbahnen einer Seitenhälfte des Markes der Wiederherstellung der willkürlichen Bewegungen dient, hat Rossolimo in der Weise festzustellen gesucht, daß er nach einmaliger Markdurchschneidung und nach eingetretener Restitution das Rückenmark auf derselben Seite höher oben noch einmal durchschnitt. Da er fand, daß selbst bei sehr hoher Anlegung dieses zweiten Schnittes keine Bewegungsstörungen der hinteren Extremitäten eintraten, schloß er, daß die „neue" motorische Bahn vom Anfang des Rückenmarkes an bereits auf der Gegenseite verläuft und erst im Niveau der Lendenanschwellung auf die operierte Seite tritt. Diese Schlußfolgerung sah er bestätigt durch den Erfolg eines in dieser Höhe angelegten Sagittalschnittes, der sofort eine Lähmung des restituierten Beines herbeiführte[2]).

Diese Versuche verdienten weiter verfolgt zu werden. Aus Experimenten von Lewaschew ist nämlich der allerdings nicht ganz einwandfreie Schluß gezogen worden, daß die bei Reizung der motorischen Partien der Hirnrinde des Hundes im Rückenmark absteigenden Bewegungsimpulse in jedem Niveau auf die andere Seite des Rückenmarkes gelangen können[3]). Jedenfalls braucht von den „willkürlichen" Bewegungsantrieben nicht dasselbe zu gelten.

Die Überempfindlichkeit nach partiellen Markdurchschneidungen[4]) ist schon im Jahre 1823 von Fodéra beschrieben worden; seine Angabe hat aber so wenig Beachtung gefunden, daß sie später (1850) neu entdeckt werden mußte. Fodéra und viele andere haben sie nach Durchtrennung der hinteren (dorsalen) Markhälfte bzw. der Hinterstränge beobachtet; Brown-Séquard und Türck nach der seitlichen Halbierung des Markes und besonders auch nach Durchschneidung der Seitenstränge. Schiff fand sie am deutlichsten außer nach der Semisektion auch nach der Hinterstrangdurchschneidung, doch sah er sie auch nach anderen,

---

[1]) Hénocque et Eloy, Compt. rend. Soc. de biol. 1882, p. 608; R. Nitschmann, Pflügers Arch. **35**, 558, 1885. — [2]) G. Rossolimo, Experimentelle Untersuchung der Frage über sensible und motorische Bahnen im Rückenmark. Diss., Moskau 1887 (russisch). Ref. in Hermanns Jahresber. d. Physiol. 1887, S. 34. — [3]) Lewaschew, Pflügers Arch. **36**, 279, 1885; gegen ihn wendet sich E. Steffany, Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **12**, 41, 1888. — [4]) Fodéra, Journ. de la physiol. **3**, 191, 1823; Brown-Séquard zuerst Compt. rend. Acad. des Sciences 1850, dann an verschiedenen Stellen seiner Arbeiten, besonders. Exper. researches on the physiol. and pathol. of the spinal cord. Richmond 1855; L. Türck, Zeitschr. d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte zu Wien 1851, Märzheft; M. Schiff a. a. O.; Woroschiloff a. a. O.; C. Martinotti, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1890, Suppl. S. 182.

unter Schonung dieser Stränge ausgeführten Querschnittverletzungen auftreten. Woroschiloff gibt an, daß beim Kaninchen der mittlere, zwischen Vorder- und Hinterhorn liegende Teil des Seitenstranges verletzt sein müsse, um die Hyperästhesie zur Erscheinung zu bringen; nach Martinotti ist auch das hintere Drittel dieses Stranges beteiligt. Koch fand nach Durchtrennung der lateralen Teile der Seitenstränge Überempfindlichkeit der Gelenke, nach medialer Durchtrennung Überempfindlichkeit der Haut. Die meisten stimmen darin überein, daß die Erscheinung vergänglich ist. Schiff z. B. sah beim Hunde nach Durchschneidung einer Seitenhälfte des Markes die Überempfindlichkeit nach 17 bis 22 Tagen, bei jungen Katzen schon nach 12 bis 16 Tagen verschwunden. Nicht immer lassen die vorhandenen Angaben deutlich erkennen, daß es sich wirklich um eine erhöhte Empfindlichkeit und nicht um eine Steigerung der Reflexerregbarkeit gehandelt habe. Versuche an Tieren geben darüber überhaupt nur schwer Aufschluß; beim Menschen aber ist bei Halbseitenläsionen eine wahre Hyperästhesie bzw. Hyperalgesie entweder nur spurweise, oder überhaupt nicht vorhanden. Auch bei Tieren fehlt sie sehr oft.

Was die Erklärung der Erscheinung anlangt, so wird man sich nur schwer entschließen können, mit der Ludwigschen Schule an den Fortfall spezifischer zentripetaler Hemmungsfasern zu denken. Wahrscheinlicher ist die Schiffsche Annahme, daß sie auf einem Reizzustand an den durchschnittenen Teilen oder in deren Nachbarschaft beruhe. Dafür spricht ihre allmähliche Abnahme. Die wiederholt, auch von mir, gemachte Beobachtung, daß zuweilen die Hyperästhesie sich auch auf Hautstellen erstreckt, deren Empfindungsnerven oberhalb der Stelle des Halbschnittes aus dem Rückenmark entspringen, könnte zugunsten dieser Auffassung verwertet werden. Eine physiologische Bedeutung käme, wenn diese Deutung zutrifft, dem Auftreten der Hyperästhesie nicht zu.

b) Beobachtungen am Menschen.

Neben dem Tierversuch sind für die Beantwortung der Frage nach der Kreuzung der Leitungsbahnen auch die klinischen Erfahrungen bei der sog. Halbseitenläsion von großem Werte.

Der dafür charakteristische Symptomenkomplex ist zuerst von Brown-Séquard erkannt worden (Brown-Séquardsche Lähmung). Er kommt zur Beobachtung bei Stichverletzungen des Rückenmarks und bei Wirbelleiden, sowie bei einer Reihe anderweitiger, mehr oder weniger örtlich beschränkter, einseitiger Erkrankungen des Markes.

Wie bei seinen Tierversuchen fand Brown-Séquard beim Menschen motorische Lähmung bei erhaltener und sogar gesteigerter Empfindlichkeit (Hyperästhesie) auf der Seite der Läsion, Anästhesie bei erhaltener Beweglichkeit auf der anderen Seite. Er zog aus diesen Erscheinungen den Schluß, daß auch beim Menschen die Empfindungsbahnen in ihrem Verlauf durch das Rückenmark sich kreuzen, während die Bewegungsbahnen, einmal ins Rückenmark eingetreten, auf derselben Seite verbleiben. Erst lange nach seinen ersten Arbeiten über diesen Gegenstand hat er sich, durch mancherlei gegen seine Beobachtung und deren Deutung erhobene Einwände gedrängt und wohl auch durch seine später befestigten Ansichten über die Hemmungswirkungen nervöser Eingriffe veranlaßt, von seiner früheren Erklärungsweise abgewendet. Indessen ist diese von anderen aufgenommen worden, und gegenwärtig sind die meisten Kliniker auf Grund zahlreicher Beobachtungen sich nicht nur darüber einig, daß der von Brown-Séquard geschilderte Symptomenkomplex zu Recht besteht, sondern sie stimmen auch darin überein, daß er dafür von vornherein eine im wesentlichen zutreffende Erklärung gegeben habe.

Aus den letzten Jahren liegen mehrere zusammenfassende Besprechungen der Brown-Séquardschen Lähmung vor. Von den für die Physiologie besonders wertvollen ist außer der von Kocher gegebenen eine solche von Oppenheim zu nennen und die durch eine reiche Kasuistik und deren sorgfältige Verwertung ausgezeichnete Abhandlung von Petrén[1]).

Aus diesen Arbeiten geht hervor, daß beim Menschen die einseitige Durchtrennung oder Zerstörung des oberen Rückenmarkes folgende Störungen (besonders der unteren Extremitäten) beobachten läßt:

1. Gleichseitige Bewegungslähmung. Sie braucht aber nicht die gesamte Muskulatur der Gliedmaßen zu betreffen, sondern ist vollständig und dauernd nur in gewissen Muskelgruppen.

2. Hyperästhesie der gelähmten Seite. Sie kann gänzlich fehlen und pflegt nicht sehr erheblich zu sein.

3. Anästhesie der Gegenseite. Sie betrifft in den allermeisten Fällen ausschließlich die Schmerzempfindung (Analgesie) und die Temperatursinne (Thermanästhesie).

4. Über das Verhalten des Tastsinnes (Drucksinn, Berührungsempfindung) lassen sich ganz bestimmte Angaben nicht machen. Er kann beiderseits unversehrt oder beiderseits oder endlich auf einer der beiden Seiten herabgesetzt sein.

5. Das Muskelgefühl (Lageempfindung, Bathyästhesie) ist meistens auf der verletzten Seite aufgehoben oder herabgesetzt, auch auf der gekreuzten nur dann, wenn der Krankheitsprozeß die Mittellinie überschreitet.

Für die Bahnenkreuzung im Rückenmark des Menschen ergeben sich aus diesen Erfahrungen folgende Schlüsse.

Die motorischen Wege für die Extremitäten laufen ungekreuzt. Wenn anscheinend dem widersprechend oft auch unvollständige einseitige Bewegungslähmungen beobachtet werden, so kann dies nur daran liegen, daß während der Dauer der Erkrankung (die ja oft nur sehr langsam verläuft) ein Ausgleich stattgefunden hat, wie wir ihn ja auch vom Tierversuch her kennen. In den beiden in der physiologischen Literatur am meisten erwähnten Fällen von traumatischer Halbseitenläsion (W. Müller[2]) und R. Weiß[3]), die fast reine Experimente darstellen, war die gleichseitige Motilitätslähmung absolut. Sollte die Unvollständigkeit der letzteren, die in anderen Fällen beobachtet worden ist, das Vorhandensein einer partiellen Kreuzung der

---

[1]) Th. Kocher, Mitteilungen a. d. Grenzgebieten d. Medizin u. Chirurgie **1**, (4), 527, 1896; H. Oppenheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Supplementband, S. 1; K. Petrén, Skand. Arch. f. Physiol. **13**, 9, 1902. Von anderen Darstellungen seien erwähnt: J. M. Charcot, Klin. Vorträge über die Krankheiten des Nervensystems (übersetzt von Fetzer), II. Abteil., S. 129 ff., Stuttgart 1878; W. R. Gowers, Handb. d. Nervenkrankheiten, 2. Aufl. (deutsch v. K Grube), Bonn 1892, S. 240; E. v. Leyden und Goldscheider, Die Erkrankungen des Rückenmarkes und der *Medulla oblongata*. Wien 1897, S. 108 ff.; L. Mann, Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. **10**, 1, 1896; J. Déjerine, Sémiologie du système nerveux (Bouchards Traité de pathologie générale **5**, Paris 1901). Die ältere Literatur, auch die experimentelle, bei H. Köbner, Deutsches Arch. f. klin. Med. **19**, 169, 1877. — [2]) W. Müller, Beitr. z. pathol. Anat. u. Physiol. d. menschl. Rückenmarkes. Leipzig 1871. Durchtrennung der ganzen linken Hälfte des Rückenmarkes unter dem dritten Brustnervenpaar, Mitverletzung des rechten Hinterstranges. Totale motorische Lähmung des linken Beines und der linksseitigen Bauchmuskulatur. Rechte untere Extremität frei beweglich. — [3]) R. Weiß, Langenbecks Arch. f. klin. Chirurg. **21**, 226, 1877. Der Schnitt hatte hier das obere Halsmark zwischen Atlas und Schädel rechts vollständig durchtrennt. Völlige Paralyse der rechten oberen und unteren Extremität: links nur vorübergehende, wahrscheinlich auf Kompression der Nervenwurzeln zu beziehende Bewegungsstörung im Arm, linkes Bein von normaler Beweglichkeit.

Bewegungsbahnen beweisen, so hätte auch die Gegenseite teilweise gelähmt sein müssen, was aber nicht der Fall war.

Was die Kreuzung der Empfindungsbahnen anlangt, so kann man die Schlußfolgerungen der genannten Autoren dahin zusammenfassen, daß die für Schmerzempfindung und Temperatursinne (Kälte- und Wärmesinn) bestimmten nahe dem Eintrittsniveau der Hinterwurzeln auf die andere Seite gehen und auf ihr in die Höhe ziehen, während die Bahnen, welche die dem Muskelsinn oder der „tiefen" Sensibilität zugerechneten Sensationen leiten, wahrscheinlich ungekreuzt nach oben führen. Den schwankenden Angaben über das Verhalten des Tastsinnes entsprechen ebenso unsichere Schlüsse über die Kreuzung der Tastbahn. Sie scheint sehr verschiedene Wege einzuschlagen und auf ihnen teils gleichseitig, teils gekreuzt dem Gehirn zuzustreben. Die Kreuzung der für die unteren Extremitäten bestimmten Schmerz- und Temperatursinnbahnen ist nach Petrén meistens im 1. Lumbalsegment, sicher aber im 12. Dorsalsegment bereits vollendet.

IV. Die Leitungsbahnen für Empfindung und Bewegung.

1. Sensible Leitung.

Die Erörterung der Empfindungsleitung muß an die Vorstellungen anknüpfen, die uns aus den Arbeiten von Blix, Goldscheider, v. Frey u. a. über die spezifische Differenzierung der durch die Haut vermittelten Empfindungen erwachsen sind, und an die Erfahrungen über die sog. Muskelgefühle, die bewußt werdend oder unbewußt zur Bewegungsregulation beitragen.

Die verschiedene Lokalisierung der peripheren Endapparate für die sog. „Hautsinne", sowie die Erfahrungen der Pathologie über ihr verschiedenes Verhalten bei zentralen Erkrankungen machen die Annahme, daß die ihnen dienenden Leitungen im Zentralorgan voneinander geschieden seien, fast unabweisbar. Man wird daher zu fragen haben: Welche Bahnen werden beansprucht:

a) für die Schmerzleitung;

b) für die Leitung der taktilen Eindrücke (Tastsinn, Drucksinn, Berührungsempfindung);

c) für die Temperatursinnleitung, und zwar gesondert für den Wärme- und Kältesinn;

d) für die Impulse, die dem Muskelsinn (Lagegefühl, Bewegungsempfindung, Kraftsinn) angehören, wobei zu berücksichtigen ist, daß auch die Druck- und Zugempfindung der Haut eine Komponente dieser Gefühle darstellt.

Viele Experimentatoren haben sich, obwohl Schiff und Brown-Séquard bereits auf den richtigen Weg verwiesen hatten, meistens damit begnügt, nach operativen Eingriffen am Rückenmark festzustellen, ob die Sensibilität der unterhalb gelegenen Körperabschnitte erhalten war; nur wenige haben die allerdings beim Tier schwierige Differenzierung der einzelnen Empfindungsqualitäten versucht. Vielfach fließt daher hier eine ergiebigere Quelle der Erkenntnis aus der klinischen Beobachtung (s. o. die Beobachtungen über Halbseitenläsionen und die daraus gezogenen Schlüsse).

a) Die Schmerzleitung.

Sie beansprucht die Seitenstränge, und zwar allem Anschein nach für jede Körperhälfte den Seitenstrang der entgegengesetzten Seite.

Zur Verknüpfung des Seitenstranges mit den den hinteren Wurzeln angehörenden Fasern dient die graue Substanz. Sie ist somit bei der Leitung schmerzhafter Impulse wesentlich beteiligt, und zwar in der Weise, daß in ihr die eintretenden Wurzelfasern eine Unterbrechung oder Umschaltung erfahren und daß aus den Hinterhornzellen, an die sie sich heranbegeben, eine sekundäre (endogene) Bahn hervorgeht, die sich in den Seitenstrang der anderen Seite begibt. Aus den klinischen Beobachtungen scheint zugleich hervorzugehen, daß diese sekundäre Bahn im Seitenstrange nicht nahe der grauen Substanz, sondern mehr in seinem lateralen Anteil gelegen ist[1]).

Die Angabe, daß bei der experimentellen Halbseitenläsion die gekreuzte Empfindungslähmung meist keine absolute ist, kann entweder auf das Erhaltensein taktiler Empfindungen bezogen werden, die gleichseitig geleitet werden, oder — was bei längerer Beobachtungsdauer wahrscheinlicher ist — auf kompensatorischen Ersatz, der in weitester Ausdehnung möglich sein muß. Hierbei wird vor allem an die graue Substanz zu denken sein. Die von Schiff zuerst hervorgehobene Tatsache, daß jede graue Substanzbrücke imstande ist, die Schmerzempfindung zu leiten, ist sicher richtig; aber die Leitungsverzögerung, die er selber in den Fällen beobachtete, wo solche Substanzbrücken die Leitung vermitteln mußten, spricht dafür, daß hier abnorme Widerstände bestanden. Der oben bezeichnete Weg für die Schmerzimpulse dürfte unter den möglichen Wegen derjenige sein, der die geringsten Widerstände bietet und deshalb für gewöhnlich allein benutzt wird, oder vielmehr: der deshalb den geringsten Widerstand bietet, weil er der gewöhnlich eingeschlagene und daher der am besten gebahnte ist.

Wenig Wahrscheinlichkeit hat die Meinung von Schiff, Herzen u. a., daß die graue Substanz unter normalen Bedingungen den alleinigen Weg für die Schmerzimpulse darstellt; denn es sind Krankheitsfälle (Syringomylie, Myelitis) bekannt, in denen die graue Substanz im oberen Rückenmark völlig zerstört gefunden wurde, während die Sensibilität der unteren Extremitäten, insbesondere die Schmerz- und Temperaturempfindlichkeit, normal war[2]).

Daß die Hinterstränge wesentlichen Anteil an der Schmerzleitung nehmen, ist ebenfalls nicht wahrscheinlich. Sie können freilich in hohem Maße schmerzempfindlich sein. Sie sind es aber, wie schon Türck fand, nicht immer und verdanken diese Eigenschaft wohl nur den in ihnen eine Strecke weit verlaufenden Hinterwurzelfasern.

b) Die Leitung der Temperaturempfindung.

Für die Temperatursinne besteht beim Menschen nach den Untersuchungen von Petrén und von Oppenheim eine dem Verlauf der Schmerzbahnen durchaus analoge Leitung, und zwar scheint sich eine Scheidung der

---

[1]) Petrén, a. a. O., S. 50. — [2]) Derselbe, ebenda S. 42 ff.

für Kälte- und Wärmeempfindung bestimmten Wege nicht nachweisen zu lassen. Beide Autoren geben, auf ein großes Beobachtungsmaterial am Menschen gestützt, an, daß Analgesie und Thermanästhesie stets vereint miteinander vorkommen[1]). Auch die der Temperaturempfindung dienenden Bahnen verlaufen also durch die graue Substanz (Hinterhorn) und gelangen von da in den gekreuzten Seitenstrang, in welchem sie in die Höhe steigen.

Herzen und Löwenthal dagegen haben bei Katzen nach hoher Hinterstrangdurchschneidung eine Aufhebung des Kältegefühls, besonders am Hinterbein der verletzten Seite beobachtet, und Herzen hat auch später noch diese Tatsache wiederholt bestätigt und demonstriert[2]). Auf Wärmereize pflegen Tiere nur zu reagieren, wenn sie unangenehm, also schmerzhaft sind; über die Leitung der Wärmeempfindung läßt sich daher bei ihnen nichts Sicheres eruieren.

c) Die Tastbahn.

Schwieriger noch als die Feststellung der für die übrigen „Hautsinne“ bestimmten spinalen Leitungsbahnen ist die Ermittelung des Weges, den die taktilen Erregungen (Berührungsempfindung, Drucksinn) einschlagen. Geht man von der Annahme aus, daß sie lediglich auf eine einzige Bahn, ein einzelnes Strangsystem, angewiesen seien, so gelangt man bei Durchmusterung der verschiedenen Angaben der Experimentatoren und der Kliniker zu keiner Klarheit.

Wenn einerseits Schiff nach Durchschneidung der Hinterstränge die Berührungsempfindlichkeit geschwunden, bei ihrer alleinigen Unversehrtheit erhalten findet, wenn andererseits beim Menschen die Hinterstränge völlig sklerosiert sein können bei erhaltener Tastempfindung, so scheint eine unüberbrückbare Kluft zwischen den Konsequenzen zu klaffen, zu denen diese Beobachtungen führen. Man darf aber nicht vergessen, daß die klinischen Beobachtungen es mit chronischen Erkrankungen zu tun haben, in deren Verlauf Hilfsbahnen sich eröffnet haben konnten, die den entstandenen Schaden ersetzten. Dieser Einwurf trifft aber nicht die den Angaben Schiffs widersprechenden experimentellen Befunde von Borchert[3]), der schon kurze Zeit nach der Hinterstrangdurchschneidung beim Hunde das deutliche Vorhandensein der Berührungsempfindung nachzuweisen vermochte.

Die Analyse der vorliegenden klinischen Beobachtungen führt Petrén[4]) zu dem Schlusse, daß die Tastbahn weder ausschließlich in die graue Substanz, noch in die Vorder- oder Hinter- oder Seitenstränge verlegt werden könne, daß vielmehr die taktilen Impulse teils durch die Hinterstränge geleitet werden, teils etwa denselben Wegen folgen, die der Schmerzleitung dienen, also ihren Weg durch die graue Substanz in den Seitenstrang (der anderen Seite) nehmen. Andere Kliniker glauben, daß die Tastreize durch alle aufsteigenden Bahnen geleitet werden können, noch andere, daß der Hinterstrangleitung wenigstens eine bevorzugte Stellung zukomme. Borchert

---

[1]) K. Petrén, Skand. Arch. f. Physiol. **13**, 9, 1902; H. Oppenheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Suppl., S. 1. — [2]) A. Herzen u. N. Löwenthal, Arch. de physiol. **1**, 260, 1886; A. Herzen, Pflügers Arch. **38**, 93, 1886; Revue méd. de la Suisse romande **20**, Janv. 1900. Der einzige Versuch am Hunde, durch den Bickel (Münch. med. Wochenschr. 1898, Nr. 37) zu demselben Ergebnis kommt wie Herzen und Löwenthal, dürfte kaum beweisend sein. — [3]) Borchert, a. a. O., S. 32 des S.-A. — [4]) Petrén, a. a. O., S. 59.

schließt aus seinen bereits erwähnten Tierversuchen, daß die Hinterstränge zwar nicht die ausschließliche Leitung taktiler Reize, wohl aber die Vermittelung einer feineren Lokalisation der Empfindung besorgen.

Eine Teilnahme der Hinterstränge an der taktilen Leitung wird, soviel ich sehe, nur von wenigen in Abrede gestellt, von den meisten aber ihre ausschließliche Bedeutung für diesen Vorgang geleugnet. Und mit diesem, wenn auch noch recht unbefriedigenden Schlusse müssen wir uns vorläufig begnügen.

In der Regel werden für die den Hintersträngen zugeschriebene Aufgabe deren exogene Bahnen verantwortlich gemacht. Das mag für den Menschen zutreffen, bei dem sie stark entwickelt sind. Begründete Zweifel dagegen dürfte man hegen, ob auch bei den gewöhnlich benutzten Versuchstieren diese Auffassung zu Recht besteht. Hier ist vielmehr wahrscheinlicher, daß alle oder fast alle Fasern der Hinterwurzeln sofort nach ihrem Eintritt ins Mark oder nach kurzem Verlauf in den Hintersträngen in die graue Substanz eindringen und daß die weitere Leitung durch Vermittelung sekundärer Bahnen sich vollzieht. Kommt beim Kaninchen den Hintersträngen ein wesentlicher Anteil an der taktilen Leitung zu, so müssen dafür endogene, aus der grauen Substanz wieder auftauchende und in diesen Strängen hirnwärts verlaufende Fasern in Anspruch genommen werden [1]).

d) Die Leitung des Muskelgefühls.

Die Pathologen sind der Ansicht, daß an der Leitung des Muskelgefühls die Hinterstränge zum mindesten einen Anteil haben; doch steht, wie Petrén bekennt, eine genauere Analyse der diese Gefühlsqualität betreffenden Beobachtungen noch aus. Die Störungen des Lagegefühls und der Bewegungskoordination bei Degeneration der Hinterstränge sind dort, wo die Berührungsempfindung erhalten ist, kaum anders zu deuten als durch die Schädigung der Muskelgefühlsleitung bzw. der Bahn für die Empfindlichkeit der tiefen Teile (Bathyanästhesie).

Neben den Hintersträngen wird man vielleicht auch den Kleinhirnseitenstrangbahnen und den Gowersschen Bündeln eine Beteiligung, vielleicht sogar eine wesentliche, an der Muskelgefühlsleitung zuzuschreiben haben. Wenn indessen für das Bewußtwerden afferenter Impulse das Großhirn unerläßlich ist, so könnten diese Bahnen zum Bewußtsein gelangende Muskelgefühle nur indirekt vermitteln, da sie ihr primäres Ende gänzlich oder größtenteils im Kleinhirn finden.

Jedenfalls scheint so viel sicher zu sein, daß die betreffenden Leitungen im Rückenmark ohne Kreuzung nach oben ziehen. Mit dem auf anatomischem Wege ermittelten Verhalten der in Betracht kommenden Bahnen würde dies gut stimmen. Der Tierversuch hat bisher über die Leitungsbahnen des Muskelgefühls keinen Aufschluß gegeben.

---

[1]) O. Langendorff, Pflügers Arch. **71**, 401, 1898; E. Münzer u. H. Wiener, Neurol. Zentralbl. **18**, 962, 1899; A. Herzen, Revue méd. de la Suisse romande **20**, 18 ff., d. S.-A. 1900.

2. Motorische Leitung.

Die Bedeutung der Seitenstränge für die vom Willen angeregten Bewegungen folgt aus den Versuchen von Woroschiloff, Weiß u. a. Geht man von der Vorstellung aus, daß die Antriebe zu solchen Bewegungen von der Großhirnrinde stammen, so wird sich vermuten lassen, daß auch die Reizung der motorischen Rindenfelder nach Zerstörung der Seitenstränge unwirksam ist. Die Richtigkeit dieser Annahme hat sich, wenigstens für das den Vorderbeinen zugeordnete Rindenfeld des Kaninchens und für den größeren Teil des Halsmarkes, bestätigen lassen [1]).

Da aus der Extremitätenregion der Hirnrinde jene langen corticospinalen Bahnen hervorgehen, die, zum bei weitem größten Teile in den Pyramidenseitenstrangbahnen enthalten, eine direkte Verbindung der Rinde mit den motorischen Nervenzellen der Vorderhörner darstellen, lag die Annahme nahe, daß sie es seien, deren Zerstörung die lähmende Wirkung der Seitenstrangdurchschneidung bedinge. Man hat daher geradezu die Pyramidenstränge für die motorische Willkürbahn erklärt. Nur in den oberen Teilen des Markes hatte man dabei auch den Pyramidenvorderstrangbahnen Rechnung zu tragen, die den geringeren, ungekreuzten Anteil der Pyramiden repräsentieren, sich aber bald, teils auf derselben Seite verbleibend, teils auf die andere hinübertretend, erschöpfen.

Diese Auffassung mußte indessen eine wesentliche Einschränkung erfahren durch die von mehreren Beobachtern gemachte Mitteilung, daß nicht nur die elektrische Reizung der Hirnrinde durch die Zerstörung der Pyramidenbahn ihre motorischen Wirkungen nicht einbüßt, sondern daß auch die willkürliche Bewegung dadurch nicht dauernd geschädigt zu werden braucht [2]). Andererseits wurde freilich festgestellt, daß die alleinige Erhaltung der Pyramidenstränge genügt, um der Rindenreizung ihre Wirksamkeit zu erhalten [3]), und daß Reizung der Pyramiden des Kopfmarkes Bewegungen in den Gliedern der entgegengesetzten Körperhälfte hervorbringt [4]).

Die Bedeutung des Pyramidenausfalles ist in den letzten Jahren besonders von Rothmann und von Probst einer eingehenden, durch die neuesten Forschungen der Hirn-Rückenmark-Anatomie geleiteten Untersuchung unterworfen worden [5]).

---

[1]) E. Steffahny, Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol **12**, 41, 1888. Siehe auch M. Probst, Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1902, Suppl., S. 147. — [2]) A. Herzen u. N. Löwenthal, Arch. de physiol. 1886, p. 260; Brown-Séquard, ebenda (5. sér.) **1**, 606, 1889; J. Starlinger, Neurol. Zentralbl. **14**, 390, 1895 u. Jahrb. f. Psychiat. **15**, 1, 1897; E. Wertheimer u. L. Lepage, Arch. de physiol. 1896, p. 614; H. E. Hering, Wien. klin. Wochenschr. 1899, Nr. 33; Pflügers Arch. **70**, 574 ff. Vgl. auch die zahlreichen Beobachtungen über das Fehlen von Bewegungsstörungen nach Exstirpation der motorischen Rindenfelder und nach der dadurch bewirkten sekundären Degeneration der Pyramidenbahnen. — [3]) Brown-Séquard a. a. O. — [4]) Wertheimer u. Lepage a. a. O. Dort auch die Angaben früherer Forscher. Die Angabe von Brown-Séquard (Arch. de physiol. 1899, p. 219), daß Pyramidenreizung im Kopfmark gleichseitige Bewegungen zur Folge habe, wird hier widerlegt. — [5]) M. Rothmann, Neurol. Zentralbl. **19**, 44 u. 1055, 1900; **21**, 977, 1902; Berl. klin. Wochenschr. 1901, Nr. 21; ausführliche Darstellung der Versuche i. d. Zeitschr. f. klin. Med. **44**, 183, 1902; M. Probst, Jahrb. f. Neurol. u. Psychiat. **20**, 2/3, 1901, u. Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1902, Suppl., S. 147.

Rothmann fand, daß beim Hunde nach Ausschaltung der Pyramidenbahn (Zerstörung der *Decussatio pyramidum* mit nachfolgender totaler Degeneration beider Pyramidenseitenstrangbahnen) die Möglichkeit, von den motorischen Rindengebieten Bewegungen der Glieder der anderen Seite zu erhalten, nur sehr vorübergehend aufgehoben ist, daß danach aber etwas stärkere Ströme zur Erzielung der Wirkungen nötig sind, während allerdings beim Affen, bei dem bereits H. E. Hering eine bedeutende Einschränkung des Rindeneffektes festgestellt hatte, der beiderseitige Verlust des Pyramidenseitenstranges die Erregbarkeit nur an zwei kleinen, den Finger- und Zehenbewegungen zugehörigen Stellen der Extremitätenregionen bestehen läßt. Die willkürlichen Bewegungen zeigten sich bei Hunden wie bei Affen nur vorübergehend erheblich gestört; schon nach kurzer Zeit waren beim Affen selbst die feinsten Greifbewegungen mit den Fingern ausführbar, und nur eine gewisse Plumpheit der gröberen Bewegungen blieb zurück [1]).

Ähnliches berichtet Probst, der außer an Hunden auch an Katzen, Igeln, Vögeln experimentiert hat. Bemerkenswert ist ferner, daß Wertheimer und Lepage selbst unmittelbar nach der queren Durchschneidung der bulbären Pyramiden beim Hunde die gekreuzten Wirkungen der Rindenreizung in gewohnter Weise hatten eintreten sehen.

Wenn nun auch durch die übereinstimmenden Versuchsergebnisse dieser Forscher die vorwiegende Bedeutung der Pyramidenbahnen für die corticospinale Reizleitung nicht in Frage gestellt wird, so geht aus ihnen doch hervor, daß neben ihnen noch andere Bahnen existieren müssen, die bei unterbrochener Pyramidenleitung den Verkehr zwischen der Hirnrinde und dem motorischen Rückenmarksgrau aufrecht erhalten.

Als solche supplementäre motorische Leiter hat man die sekundären, aus einer mehrgliedrigen Neuronenkette bestehenden, im Rückenmark ebenfalls den Seitensträngen angehörenden Bahnen erkannt, die im Monakowschen Bündel (*Tractus rubro-spinalis*) vorliegen, das die Vorderhornzellen des Rückenmarkes mit dem roten Kern der Haube verbindet, während dieser andererseits mit dem Sehhügel und durch ihn mit den entsprechenden Rindenpartien in Verbindung steht.

Allerdings kann auch dieses Bündel oder seine zentrale Fortsetzung bei Tieren zerstört werden, ohne daß der Erfolg der Rindenreizung ausbleibt. Dann tritt eben die Pyramidenbahn allein in Funktion. Gleichzeitige Vernichtung beider Leitungsbahnen dagegen, die man durch einseitige Durchschneidung des Kopf- oder Rückenmarkes oder auch nur des Seitenstranges erzielen kann oder die durch Zerstörung des roten Kernes und Durchschneidung des Hirnschenkelfußes herbeigeführt wird, vernichtet sicher den Reizerfolg (Probst, Rothmann).

Je tiefer man in der Tierreihe herabsteigt, und je mehr die Bedeutung der Großhirnrinde den subcorticalen grauen Massen gegenüber zurücktritt, desto bedeutungsvoller werden die sekundären, desto unerheblicher die direkten corticospinalen Wege. Beim Menschen dagegen sind gerade diese, die phylogenetisch jüngsten Bahnen, nicht allein anatomisch am stärksten ausgebildet, während ihnen gegenüber die rubrospinalen sehr zurückstehen, sondern sie haben auch funktionell

---

[1]) Es ist wichtig, diesen auffallenden Unterschied zwischen den willkürlichen Bewegungen und den durch Reizung der motorischen Rindenfelder zu erzielenden zu betonen; man ersieht daraus jedenfalls, daß das Vorhandensein oder Fehlen der Reizleitung bei Rindenerregung nicht auf ein gleiches Verhalten der funktionellen Leitung zu schließen erlaubt. Hier besteht noch eine Lücke in unseren Kenntnissen, und manche vorgefaßte Meinung wird wohl durch diese neuen Erfahrungen modifiziert werden.

das Übergewicht. Nach Pyramidenläsionen treten daher hier meist Lähmungen oder bleibende Paresen ein. Doch können auch beim Menschen, wie die Erfahrungen bei der mit Degeneration der Pyramidenbahnen einhergehenden spastischen Spinalparalyse beweisen, die Bewegungsstörungen gering sein oder nach einiger Zeit zum Ausgleich kommen.

Über die Verteilung der für die verschiedenen Muskelgebiete bestimmten Leitungsbahnen innerhalb der Seitenstränge ist nur wenig bekannt. Manches spricht dafür, daß sie wenigstens in gewissen Rückenmarkshöhen so durcheinandergemischt sind, daß von einer topischen Gliederung, von einem Zusammensein funktionell zusammengehörender Bahnen nicht die Rede sein kann.

So fand de Boeck, der die Rückenmarksstränge des Kaninchens mechanisch durch Nadelstiche oder durch unipolar angewendete Induktionsströme reizte, bei Reizung der verschiedensten Punkte dieselben motorischen Wirkungen. Aus andersartigen Versuchen ist Steffahny zu einem ähnlichen Ergebnis gelangt. Endlich glaubt auch Rothmann daraus, daß er die untere Hälfte der Pyramidenkreuzung durchschneiden konnte, ohne daß dadurch sich etwas in den Erfolgen der Rindenreizung änderte, folgern zu müssen, daß die den Muskeln der Extremitäten angehörenden Pyramidenfasern gleichmäßig über den ganzen Querschnitt verteilt seien[1]).

Zu abweichenden Resultaten führten dagegen die bei Hunden am Rückenmarksquerschnitt ausgeführten Lokalreizungen von Gad und Flatau. Wenigstens insofern ergab sich hier eine örtliche Differenzierung der motorischen Bahnen, als die kürzeren, für nahe gelegene Körperteile bestimmten Fasern näher der grauen Substanz der Vordersäulen, die längeren, den entfernteren Muskelgebieten zugehörenden mehr in den lateralen dorsalen Teilen der Seitenstränge liegend gefunden wurden[2]).

Jedenfalls sind weitere Versuche nötig, bevor man in dieser Angelegenheit bestimmtere Aussagen machen kann. Wenn es gelänge, die Reizungsmethode von dem Verdachte der Einmischung von Reflexen zu befreien, würde sie in der Form der Kühneschen unipolaren Reizung am besten geeignet sein, hier Klarheit zu schaffen.

Die Bedeutung der Vorderstränge für die motorische Leitung kann gegenüber der Wichtigkeit der außer den Seitenstrangpyramiden auch die Monakowschen Bündel enthaltenden Seitenstränge nur gering sein. Was man ihnen in dieser Beziehung zuschreiben kann, wird man vermutlich auf die Pyramidenvorderstrangbahnen zu beziehen haben. Diesen jede Beteiligung abzusprechen, geht nicht an, trotz ihrer geringen Mächtigkeit — man hat ihre Existenz, allerdings mit Unrecht, für das Tierrückenmark (besonders der Carnivoren) sogar geleugnet — und obwohl sie nur für das obere Mark in Betracht kommen.

Die älteren Beobachter[3]), welche die Wichtigkeit der Vorderstränge für die Bewegungsleitung betonten, haben zumeist an Fröschen experimentiert, und die an Säugetieren angestellten Versuche sind — was bei der Schwierigkeit solcher Versuche natürlich ist — nicht immer sehr überzeugend. Von den Neueren hat Steffahny angegeben, daß beim Kaninchen die corticospinalen Wege für gewisse Muskeln des Vorderbeines im obersten Abschnitt des Halsmarkes den Vordersträngen angehören und erst tiefer unten in die Seitenstränge übertreten. Sonst liegen nur wenige positive Angaben vor[4]).

---

[1]) de Boeck, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1889, S. 238; E. Steffahny, Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **12**, 41, 1888; M. Rothmann, Zeitschr. f. klin. Med. **44**, 211 u. 212, 1902. — [2]) J. Gad u. E. Flatau, Neurol. Zentralbl. **16**, 481 u. 542, 1897. — [3]) Siehe C. Eckhard in Hermanns Handb. d. Physiol. **2** (2), 150, 1879. — [4]) N. Giannettasio e A. Pugliese, Rivista di patologia nerv. e ment. **6**, 97, 1901.

Sicher ist jedenfalls, daß es nicht etwa die Vorderstrangpyramiden sind, die nach Zerstörung der Pyramidenseitenstrangbahnen für diese die Leitung übernehmen. Beim Hunde bleibt die Reizung der Hirnrinde wirksam, wenn alle Pyramidenfasern (im Kopfmark) durchtrennt werden, und auch beim Affen ist das Ergebnis der Rindenreizung dasselbe, ob mit den Pyramidenseitensträngen die Vorderstrangbahnen zerstört sind oder nicht. Andererseits ist die gekreuzte wie die gleichseitige Leitung von der Großhirnrinde zu den Hinterbeinen (des Hundes) gänzlich aufgehoben, wenn man beide Hinterseitenstränge bei völliger Schonung der Vorderstränge im unteren Dorsalmark durchschneidet [1]).

Beachtenswert ist indessen, daß die isolierte Durchschneidung der beiden Vorderstränge im obersten Halsmark des Hundes neben gewissen sensorischen Störungen eine dauernde Parese der Rumpfmuskulatur hinterlassen soll [2]). Aus anatomischen Gründen hat man schon früher eine derartige Beziehung vermutet.

Anhang.

a) Respiratorische Bahnen.

Ch. Bell hatte, ohne genügende Beweise dafür beizubringen, die Seitenstränge für die Vermittler der Atembewegungen erklärt [3]); Longet, der anfänglich sich zweifelnd über diesen Punkt aussprach, gelangte später auf dem Wege der Ausschließung zu demselben Ergebnis [4]). Schiff, dem es gelungen war, bei Hunden und Kaninchen den Seitenstrang einer Rückenmarkshälfte im obersten Halsmark ohne weitere Verletzungen zu durchschneiden und die Tiere am Leben zu erhalten, gibt an, daß danach alle Atembewegungen des Rumpfes auf der verletzten Seite vollständig und dauernd aufgehoben sind [5]). Nach Vulpian hemmt Durchschneidung eines Seitenstranges die Atembewegungen nur dann, wenn sie vorher schwach waren; das Zustandekommen angestrengter Atembewegungen soll dagegen durch die Trennung beider Seitenstränge nicht verhindert werden [6]). Gad und Marinescu haben die bulbospinale Leitungsbahn für die Atembewegungen in die *Processus reticulares* verlegt [7]). Die Seitenstränge macht auch Porter verantwortlich, der die Atembewegungen nach hoher Durchschneidung des Markes bei Schonung eines Seitenstranges fortbestehen sah [8]). Rothmann ist auf Grund von Experimenten an Hunden und einem Affen zu dem Ergebnis gelangt, daß die spinale Atmungsbahn größtenteils im ventralen Abschnitt des Vorderseitenstranges verläuft, und zwar sollen hier die für das Zwerchfell bestimmten Fasern lokalisiert sein, während die für die Thoraxbewegung dienenden den lateralen Teil des Vorderstranges passieren. Ferner fand Rothmann, daß nur die Durchschneidung beider Vorderstränge und Vorderseitenstränge die Atmung aufhebt [9]).

Wegen der großen Nähe der spinalen Ursprungszentren der Atemnerven und aus anderen Gründen sind die durch solche Durchschneidungen erzielten Atmungs-

---

[1]) M. Rothmann, a. a. O. (Zeitschr. f. klin. Med.). — [2]) Derselbe, Neurol. Zentralbl. **22**, 744, 1903. — [3]) Ch. Bell, Philos. Transact. 1822; Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems (Aus d. Engl. v. M. H. Romberg), Berlin 1836, S. 91. — [4]) F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) **1**, 241, Leipzig 1847 und bei Schiff a. a. O. — [5]) M. Schiff, Lehrb. d. Physiol., Lahr 1858/59, S. 307 ff.; Pflügers Arch. **4**, 225, 1871; Ges. Beitr. z. Physiol. **1**, 12, Lausanne 1894. — [6]) Vulpian, Zit. nach Vierordts Physiol. 1877, S. 226. — [7]) J. Gad u. Marinescu, Compt. rend. Acad. des sciences **115**, 444, 1892; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 182. — [8]) W. T. Porter, Zentralbl. f. Physiol. 1894, Nr. 7 und Journ. of Physiol. **17**, 455, 1895. — [9]) M. Rothmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, S. 11; ähnlich auch O. Kohnstamm, Monatshefte f. Psychiat. u. Neurol. **8**, 261, 1900.

defekte ganz besonders kritisch zu betrachten. Noch ist trotz vielfacher Bemühungen nicht einmal darüber eine Einigung erzielt, ob die einseitige Durchschneidung einer ganzen Markhälfte die Atembewegungen auf der verwundeten Seite aufhebt oder nicht [1]).

b) Vasomotorische Bahnen.

Die von der Oblongata durch das Halsmark laufenden Gefäßverengerungsfasern unterliegen nach Aussage der vorliegenden Versuche einer teilweisen Kreuzung, so daß vielleicht alle Gefäßgebiete Vasomotoren aus beiden Markhälften beziehen. Zuerst erschloß eine Partialkreuzung Schiff, der bei Halbschnitten, die im obersten Halsmark ausgeführt worden waren, auf der verletzten Seite eine Temperaturzunahme am Kopf, Vorderarm und Unterschenkel, Vorder- und Hinterfuß beobachtete, zugleich aber eine solche auch am Rumpfe, Schulter, Oberarm und Oberschenkel der anderen Seite nachweisen konnte [2]). Diese Angaben sind mehrfach kritisiert und bestritten worden. Doch reden auch die neueren Ergebnisse von Nicolaides dem Bestehen einer partiellen Vasomotorenkreuzung, wenigstens beim Kaninchen, das Wort [3]). Dieser Forscher reizte nämlich den distalen Stumpf des durchschnittenen Halsmarkes, nachdem er vorher im unteren Brustmark einen Halbschnitt ausgeführt hatte. Beobachtete er dabei die Nieren, so sah er beiderseitiges Erblassen, freilich geringer und später eintretend auf der verletzten Seite; daraus schloß er, daß die für die Nieren bestimmten Vasomotoren größtenteils gleichseitig, zum Teil aber auch gekreuzt verlaufen. Da ferner eine einseitige hohe Markdurchschneidung den Blutgefäßtonus nur unbedeutend schwächt und die druckerhöhenden Wirkungen sensibler Reize nicht merklich schädigt, glaubte Nicolaides vermuten zu müssen, daß jede Markhälfte Gefäßfasern für beide Körperhälften führe. Doch ist bei dieser Schlußfolgerung der Existenz tonisch und reflektorisch tätiger Spinalzentren nicht Rechnung getragen.

Dasselbe gilt für die ebenfalls dem Ludwigschen Laboratorium entstammende Untersuchung von Dittmar, aus denen geschlossen wurde, daß die Vasomotoren beim Kaninchen wenigstens im oberen Halsmark größtenteils in den Seitensträngen verlaufen [4]). Hatte er nämlich das Rückenmark am dritten Halswirbel mit alleiniger Schonung dieser Stränge durchschnitten, so ergab Reizung des *N. ischiadicus* immer noch Blutdrucksteigerung. Da man aber eine solche unter günstigen Verhältnissen auch nach totaler Markdurchschneidung erhalten kann, so beweist der Versuch nichts für den Verlauf der vasomotorischen Bahnen. An sich ist die Annahme, daß ihnen der Seitenstrang diene, nicht unwahrscheinlich; doch bedarf sie besserer Begründung.

Beim Menschen beobachtet man gleichseitige Vasomotorenparalyse (aus der erhöhten Hauttemperatur erschlossen) bei Halbseitenläsionen: die motorisch gelähmten Glieder sind also auch vasomotorisch gelähmt. Doch bildet sich diese Erscheinung völlig zurück [5]). Von Gefäßerweiterungen auf der Gegenseite wird nicht berichtet.

---

[1]) Brown-Séquard, Arch. de physiol. **2**, 299, 1869 und ebenda (5. sér.) **5**, 194, 1893; O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881, S. 85; 1887, S. 289; 1893, S. 397; M. Marckwald, The movements of respiration Append. **2**, 149, London 1888; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-nat. Klasse, **97** (3), 1, 1888; F. W. Mott, Proc. Physiol. Soc. 1891, Journ. of Physiol. **12**, V; H. Girard, Mémoires de la Soc. de physique et d'histoire nat. de Genève, Vol. suppl. 1890, No. 4, p. 63. — [2]) M. Schiff, Untersuchungen z. Physiol. d. Nervensystems **1**, 195 ff., Frankfurt a. M. 1855; Gesammelte Beiträge z. Physiol. **2**, 578, Lausanne 1894. — [3]) R. Nicolaides, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1882, S. 28. — [4]) C. Dittmar, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., math.-physikal. Klasse, **25**, 455, 1873. — [5]) Th. Kocher, Mitteil. a. d. Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie **1** (4), 529, 1896.

Das sympathische Nervensystem[1])

von

Paul Schultz.

Einleitung. Allgemeines Schema der autonomen Systeme.

Unter „sympathisches System" oder „sympathische Nerven" gemeinhin versteht man heute nicht mehr dasselbe wie etwa vor 30 Jahren, nämlich nicht bloß den Grenzstrang mit seinen Ausläufern. Denn ganz ähnliche Wirkungen wie von diesem, d. h. Wirkungen auf die gleichen Gewebe, erhält man auch von gewissen Hirnnerven, und im Verlaufe solcher Nerven findet man auch Ganglien eingefügt, denen man schon ihrer histologischen Beschaffenheit nach den Charakter der sympathischen Ganglien zuschreiben muß. Man kann also die sympathischen Nerven nicht mehr gebunden erachten an den Grenzstrang. Da aber die Histologen über die Natur mancher jener außerhalb des Grenzstranges gelegenen Ganglien bis in die neueste Zeit vielfach im Streit waren, und sie von seiten der Nerven auch kein allgemeines entscheidendes Kriterium liefern konnten, was dem Sympathicus zuzurechnen sei, was nicht, so hat man sich gewöhnt, ein physiologisches Merkmal aufzustellen, das von der Wirkung oder vielmehr von dem Gewebe, auf das gewirkt wird, ausgeht. Man nennt danach gegenwärtig sympathische Nerven solche zentrifugalen Nerven, welche längsgestreifte (glatte) Muskeln, Herzmuskel und Drüsen innervieren, nur muß bemerkt werden, daß noch nicht an allen längsgestreiften Muskeln und Drüsen Nerven nachgewiesen sind. Es ist also im folgenden, was noch einmal betont werden soll, zunächst nur von zentrifugalen Nerven die Rede; auf die zentripetalen Nerven im Sympathicus werden wir am Schluß zurückkommen. Da man den Namen Sympathicus, sympathische Nerven für den Grenzstrang, für den er eingebürgert war, beibehalten wollte, so hat man als allgemeinere Bezeichnung, entsprechend den oben angeführten Geweben, welche ja den vegetativen Organen oder den visceralen Gebilden des Körpers

---

[1]) Eine eingehende Darstellung der neueren Ergebnisse über die Anatomie und Physiologie der sympathischen Nerven hat Langley in Schäfers Text-Book of Physiology 2, 516, 1900 gegeben. Mehr die Strukturverhältnisse berücksichtigt der Aufsatz desselben Autors in den Ergebnissen der Physiologie 2 (2), 818, 1903. Auf beide Artikel sei hiermit in bezug auf manche Details und Literaturangaben verwiesen. Außerdem hat Langley in zusammenfassenden Essays in verschiedenen Zeitschriften die neuen Anschauungen über den Aufbau und die Anordnung in den autonomen Systemen zu verbreiten gesucht. Vgl. auch Köllikers Darstellung in seinem Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 2, 850, 1896.

angehören, den Ausdruck vegetative oder viscerale Nerven gewählt. Da aber auch diese Bezeichnung nicht frei von Bedenken ist, so hat Langley den Namen autonome Nerven[1]) vorgeschlagen, der zugleich andeuten soll, daß die Nerven in einer gewissen, wenn auch beschränkten Unabhängigkeit vom Zentralnervensystem stehen.

Hiermit haben wir die Frage berührt, die noch vor wenig Jahrzehnten als die dunkelste und darum interessanteste auf diesem Gebiet erschien, die nach dem Verhältnis des sympathischen Systems zum Zentralnervensystem. Entwickelungsgeschichtlich war durch die eingehenden Untersuchungen Onodis nachgewiesen, daß, wie schon Balfour vermutete, die sympathischen Ganglien direkt von den spinalen Ganglien abstammen, indem diese an ihrem ventralen Ende zu wuchern anfangen und die gewucherten Teile ventralwärts vorrücken; Befunde, die neuerdings von Beard, His sen. und jr. bestätigt worden sind[2]). Wie aber blieb nun die Verbindung beim erwachsenen Tier, wie gestaltete sich hier, anatomisch und physiologisch, die Beziehung zum Zentralnervensystem? Über die anatomische Beziehung hat in den letzten Jahrzehnten gerade die Physiologie wichtige Aufschlüsse gebracht; hier sind an erster Stelle die Arbeiten Langendorffs und vor allem die der englischen Forscher Gaskell, Langley, Anderson zu nennen. Hierzu kamen die Ergebnisse in der mikroskopischen Anatomie dieser Gebilde, wie sie durch die Silberimprägnierungsmethode und die Methylenblaufärbung gewonnen wurden. Durch all das hat sich ein übersichtliches und schon sehr in das Detail gehendes Bild über die Strukturverhältnisse des Sympathicus und der autonomen Systeme überhaupt gewinnen lassen; leider hat damit die Erforschung der eigentlichen Physiologie des Sympathicus nicht gleichen Schritt gehalten und harrt noch einer eindringenden methodischen Bearbeitung.

Den Ausgangspunkt der neueren Anschauungen über den Aufbau des Sympathicus bildete die Arbeit Gaskells[3]), der mit Hilfe der Degenerationsmethode den Verlauf der zwischen Rückenmark und Grenzstrang verlaufenden Nerven und ihre Ausbreitung in und durch den Sympathicus untersuchte.

Einen weiteren entscheidenden Schritt bedeutete die Anwendung des Nikotins. Langley und Dickinson[4]) fanden in Bestätigung einer früheren Beobachtung von Hirschmann (1863), daß Nikotin intravenös injiziert, beim Kaninchen die Reizwirkungen des Halssympathicus aufhebt.

Gleichen Erfolg wie intravenöse Injektion hat lokale Betupfung des Ganglions. Es werden also Gebilde im Ganglion von der Lähmung betroffen, nicht die Nervenfasern vor und hinter dem Ganglion, nicht die Nervenendigungen in den Geweben. Höchstwahrscheinlich sind die gelähmten Gebilde die Endigungen der zum Ganglion vom Rückenmark hinziehenden Nerven, mit denen diese die hier befindlichen Ganglienzellen umgeben; deren Achsenzylinder ziehen dann zu den Geweben. Es findet demnach im Ganglion eine Unterbrechung, eine Umschaltung der Impulse auf einen neuen Neuron, den sympathischen (autonomen), statt. Langley und Dickinson konstatierten das gleiche Verhalten am *Ganglion solare* für die *Nn. splanchnici.* Den methodologischen Wert dieser Tatsachen hat Langley mit weitem Blick sofort

---

[1]) Journ. of Physiol. **23**, 240, 1898. — [2]) Kölliker, Handb. d. Gewebelehre, 6. Aufl., **2**, S. 876, 1896; Hertwig, Lehrb. d. Entwickelungsgesch., 5. Aufl., S. 441, 1896. — [3]) Journ. of Physiol. **7**, 1, 1886. — [4]) Proc. Roy. Soc. **46**, 423, 1889.

erkannt; mit unermüdlicher Konsequenz und in minutiöser Detailarbeit hat er, zum Teil mit Anderson zusammen, mit Hilfe des Nikotins und auch der übrigen zu Gebote stehenden Methoden das sympathische Nervensystem im ganzen Umfange durchforscht und ein allgemeines Schema der Anordnung der autonomen Systeme herausgearbeitet, das freilich, wir werden darauf zurückkommen, manches Hypothetische enthält.

Was den Wert der Nikotinmethode anlangt, so ist dieselbe bei verschiedenen Tierklassen von sehr ungleicher Zuverlässigkeit. Am sichersten ist die lähmende Wirkung beim Kaninchen und bei der Katze, und doch fand es Langley bei einem Kaninchen unwirksam. Beim Hunde gelingt es selbst in stärksten Dosen in der Regel nicht, die Rückenmarksnerven in den Ganglien vollständig zu lähmen. Innerhalb derselben Tierklasse können sich geringe individuelle Verschiedenheiten zeigen. Bei demselben Tier werden ferner die Ganglien in verschiedenem Grade angegriffen; so wird das oberste Halsganglion leichter bzw. schneller gelähmt als die Ganglien des Solarplexus. Schließlich werden innerhalb desselben Ganglions nicht alle Nervenendigungen gleichzeitig betroffen: so verschwindet am *Gangl. cervic. sup.* des Kaninchens zuerst die Reizwirkung auf die *Membrana nictitans*, dann die Öffnung des Auges, dann die Erweiterung der Pupille und schließlich die vasoconstrictorischen Effekte [1]). Der Lähmung geht übrigens eine kurze Reizwirkung voraus; diese betrifft aber, wie neuere Untersuchungen Langleys ergeben, die Nervenzellen [2]).

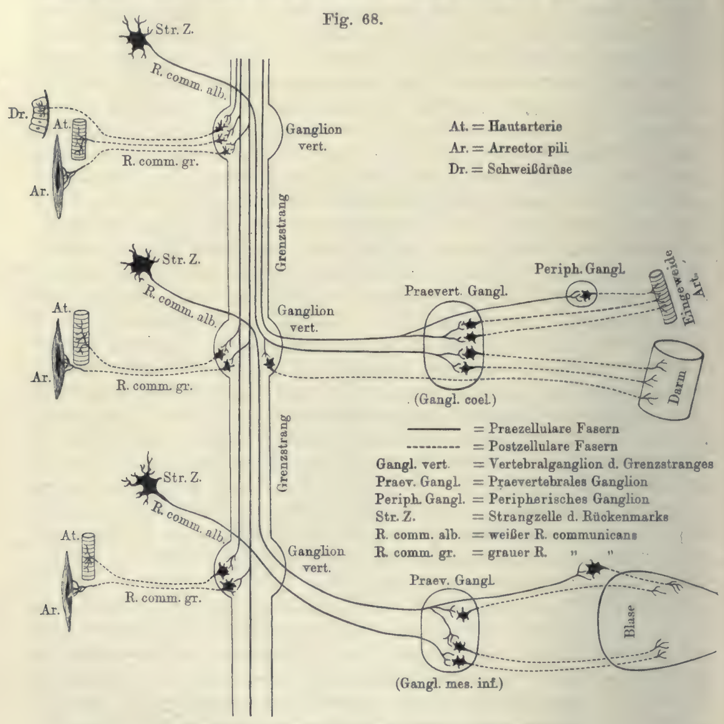
Der Wert der Nikotinmethode wurde befestigt durch die von Langendorff am *Ganglion cervicale sup.* gemachte und bald darauf von ihm auf das *Ganglion ciliare* ausgedehnte Entdeckung [3]), daß beim Absterben des Tieres die Reizeffekte viel früher versagen bei Reizung der zu den sympathischen Ganglien hinziehenden Fasern, der cerebrospinalen Nerven, als die Reizung der vom Ganglion abtretenden Fasern, der sympathischen (autonomen) Nerven. Das sprach also ebenfalls für eine und nur eine einzige Unterbrechung der Leitung vom Zentralnervensystem zu den autonomen Geweben. Diese Befunde wurden von Langley bestätigt und auch für die Pilomotoren der Katze als gültig erkannt [4]), so daß dieses Verhalten für das ganze sympathische Nervensystem als gesetzmäßig anzusehen sein dürfte.

Aus alle dem ergibt sich folgendes allgemeines Schema der Anordnung der autonomen Nerven. Die aus dem Zentralnervensystem stammende, meist schmale, markhaltige Faser, die ihre Zelle in der grauen Substanz desselben hat, zieht in einem Hirn- oder Rückenmarksnerven oder mit mehreren zu einem selbständigen Stamm vereinigt (weißer *Ramus communicans, Nn. splanchnici* u. a.) zu einem sympathischen Ganglion. In dem Ganglion endigt die zentrale Faser, die wir mit Kölliker [5]) „präzellulare" („präganglionäre", Langley) nennen wollen, und tritt mit dem eigentlichen sympathischen Neuron in Kontakt, indem ihre Endbäumchen die sympathische Zelle entweder mit spärlichen Ästchen umgeben oder mit einem unentwirrbaren Faserwerk umspinnen (circumzellulares Geflecht). Von der sympathischen Zelle geht ein in sehr vielen Fällen markloser Achsenzylinder zu dem peripherischen Gewebe (wir wollen ihn mit Kölliker „postzellulare" Faser [„postganglionäre",

[1]) Langley and Dickinson, Proc. Roy. Soc. **47**, 379, 1890. — [2]) Langley, Journ. of Physiol. **27**, 224, 1901. — [3]) Zentralbl. f. Physiol. **5**, 129, 1891; Pflügers Arch. **56**, 522, 1894. — [4]) Journ. of Physiol. **15**, 181, 1893. — [5]) l. c.

Langley] nennen) und endigt dort ohne nochmalige Zellunterbrechung. Niemals also nach diesem Schema tritt die zentrale, „präzellulare“, Faser direkt in Kontakt mit dem peripherischen Gewebe, sondern sie wirkt nur auf die Zelle des sympathischen Neurons. Niemals ferner tritt ein sympathischer Neurit, „postzellulare“ Faser, mit einer Ganglienzelle in Kontakt, sondern er geht immer direkt zu dem peripherischen Gewebe, Muskel oder Drüse. Eine präzellulare Faser kann durch mehrere Ganglien laufen, ehe sie in einem

Fig. 68.



Schematische Darstellung des sympathischen Nervensystems.

endigt, und sie kann dabei Zweige, Collaterale, an Zellen dieser Ganglien abgeben. Eine postzellulare Faser splittert sich erst kurz vor ihrem Ende auf, um ev. an mehreren Zellen des peripherischen Gewebes zu endigen. Eine präzellulare Faser tritt mit ihren Endbäumchen in vielen, vielleicht in allen Fällen mit mehreren Zellen in Verbindung; daher kommt es, daß von einem Ganglion mehr Fasern abgehen, als hineingehen, was schon Bidder und Volkmann[1]) hervorhoben. Alle Zellen der autonomen Ganglien liegen auf dem Wege zentrifugaler Nerven, d. h. sind keine sensiblen Zellen.

[1]) Die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems, Leipzig 1842.

Daß hier der Begriff des Neurons beibehalten ist, wird kaum Widerspruch erfahren, wenn man die Fülle der hierauf bezüglichen Tatsachen überblickt. Die Erscheinungen bei der Nikotinvergiftung, beim Absterben nach Langendorff, bei der Degeneration und bei der Regeneration legen es nahe, daß es sich beim sympathischen Nervensystem um die Hintereinanderschaltung zweier Nervenelemente handelt, deren jedes für sich eine geschlossene trophische und funktionelle Einheit darstellt.

Aufbau und Anordnung in den einzelnen Systemen.

Das sympathische System im engeren Sinne, der eigentliche Sympathicus (Grenzstrang), besteht aus der zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelegenen Kette von Ganglien, den vertebralen (lateralen) Ganglien, die, den Spinalnerven entsprechend segmental angeordnet, vom 1. Brustwirbel bis zum Steißbein reichen. Die ersten zwei bis drei Brustganglien sind gewöhnlich im *Gangl. stellatum* vereinigt, die letzten in dem meist unpaaren *Gangl. coccygeum*. Nach oben setzt sich der Grenzstrang in den Halsteil fort, von dem man das *Gangl. cervic. sup.* in gewissem Sinne noch zu den vertebralen Ganglien rechnen kann. Diesen Ganglien allen ist eigentümlich, daß sie Fasern abgeben, welche sich in ihrem peripherischen Verlauf anschließen an Cerebrospinalnerven. Außerdem gibt es noch eine Reihe mehr peripherisch gelegener Ganglien, die prävertebralen (collateralen) Ganglien, der *Plexus solaris* mit seinen verschiedenen, zum Teil weit in die Peripherie zerstreuten Ganglien (für die Bauchhöhle) und das *Gangl. mesent. inf.* (für die Beckenhöhle). Sie sind, soweit bis jetzt bekannt, ausschließlich für Eingeweide bestimmt. Hierzu muß man noch rechnen (für die Brusthöhle) das *Gangl. cervic. inf.* und zum Teil das *Gangl. stellatum.* Man kann sich denken, daß das *Gangl. stellatum* verschmolzen ist aus den obersten vertebralen Ganglien und einem prävertebralen Ganglion für die Brusthöhle, von welch letzterem sich dann das *Gangl. cervic. inf.* als besondere Gruppe abgelöst hat.

Die Kette der vertebralen Ganglien hängt jederseits mit dem Rückenmark durch die weißen *Rami communicantes* zusammen, den jeder Spinalnerv vom 1. Brust- bis zum 5. Lumbalnerven — das sind die äußersten Grenzen bei den verschiedenen Säugetieren — zum zugehörigen Ganglion abgibt. Während die obere Grenze, der 1. Brustnerv, überall die gleiche zu sein scheint, variiert die untere bei den verschiedenen Tierklassen; beim Kaninchen stellt sie der 5., gelegentlich auch der 6. Lumbalnerv dar, bei der Katze der 4. bis 5., beim Hund der 3. oder 4., beim Menschen wahrscheinlich der 2. oder 3 [1]). Die weißen Rami enthalten zum größten Teil zentrifugale Fasern, sie führen also dem Sympathicus Fasern aus dem Rückenmark zu, weshalb man sie auch als Wurzeln des Sympathicus bezeichnet hat. Die Fasern treten sämtlich durch die vorderen Wurzeln der Spinalnerven aus, ihre Ursprungzellen liegen in der grauen Substanz des Rückenmarks, und zwar hat man einen Teil der lateralen Strangzellen dafür angesprochen [2]). Der weiße Ramus, der nach obigem Schema präzellulare Fasern enthält, endigt nicht in dem Ganglion, in

[1]) Harman, Journ. of Anat. u. Physiol. 32, 403, 1898; 34, 359, 1900. — [2]) cf. von neueren Arbeiten: Onuf and Collins, Archives of Neurology and Psychopathology 3, 1, 1900; Scaffidi, Boll. Acad. med. di Roma 28, 1, 1902; Anderson, Journ. of Physiol. 28, 510, 1902; Herring, Ebenda 29, 282, 1903.

welches er sich einsenkt, sondern er steht mit mehreren Ganglien der vertebralen Kette in Verbindung. Diese Ganglien sind zum Teil höher, zum Teil tiefer gelegen als der entsprechende Spinalnerv, von dem der weiße Ramus abgeht, und zwar schicken von den Spinalnerven, welche weiße Rami abgeben, die ersten sechs ihre Fasern nur nach aufwärts zu den höher gelegenen Ganglien, die letzten sieben ihre Fasern nur nach abwärts zu tiefer gelegenen Ganglien, die in der Mitte gelegenen, nämlich der 7. bis 10. Brustnerv sowohl nach aufwärts wie nach abwärts. Ein anderer Teil der präzellularen Fasern aus den weißen Rami endigt überhaupt in keinem der vertebralen Ganglien, sondern durchläuft ihre Kette nur, um in einem prävertebralen oder daran anschließenden peripherischen Ganglion zu endigen. So hängen also die Eingeweideganglien durch diese präzellularen Nervenfasern, die beim *Plexus solaris* und *Gangl. mesent. inf.* besondere Stämme bilden *(Nn. splanchnici)*, mit der Kette der vertebralen Ganglien zusammen. Nur das *Gangl. cervic. inf.* bzw. *stellatum* liegt direkt auf der Bahn der Vertebralkette, gleichsam in die Fortsetzung derselben nach oben zu dem obersten Halsganglion eingeschaltet.

Die von einem vertebralen Ganglion abtretenden, meist marklosen postzellularen Fasern vereinigen sich der großen Mehrzahl nach zu einem (oder mehreren) feinen Stämmchen, dem grauen *Ramus communicans*, der sich zu dem entsprechenden Spinalnerven hin begibt, und, den Haut-Ästen desselben sich anschließend, die verschiedenen autonomen Gebilde der Haut in seinem peripherischen Verlauf versorgt. Häufig schickt das Ganglion noch einige Fäden zu dem grauen Ast darüber und darunter; das *Gangl. coccygeum* schickt graue Äste zu allen Coccygealnerven. Jedes Ganglion gibt also Fasern für die verschiedensten autonomen Gebilde ab, aber immer nur für einen bestimmten Hautbezirk. Es empfängt jeder Spinalnerv postzellulare sympathische Fasern durch einen grauen *Ramus communicans*, aber nur ein Teil von ihnen (der 1. Thoracal- bis 5. Lumbalnerv) gibt präzellulare sympathische Fasern ab. Das oberste selbständige vertebrale Ganglion ist das 3. oder 4. Thoracalganglion. Was die Ganglien darüber angeht, so schickt das *Ganglion cervic. sup.* graue Äste zu einigen Hirnnerven und zu den ersten drei Cervicalnerven, außerdem aber auch zu den tieferen Gebilden des Kopfes auf dem Wege der Carotis ext. und ihrer Äste. Das *Gangl. cervic. stellatum* schickt außer den Zweigen für Herz und Lunge graue Äste zu den Cervicalnerven etwa vom dritten abwärts und zu den drei bis vier oberen Thorakalnerven. Das *Gangl. cervic. inf.* schickt Zweige zum Herzen, beim Menschen vielleicht auch Zweige zu den unteren Halsnerven.

Alle vertebralen Ganglien, mit Ausnahme des *Gangl. cervic. sup.*, versorgen also ausschließlich autonome Gebilde der Haut des Stammes und der Extremitäten, alle prävertebralen Ganglien, mit Ausnahme des *Gangl. stellatum*, versorgen ausschließlich Eingeweide. Diese beiden Ganglien allein geben sowohl Haut- als Eingeweidenerven ab.

Die Wirkung des Grenzstranges ist einseitig am Stamm und an den Extremitäten. Nur an den hinteren Extremitäten ist bisweilen auch auf der Gegenseite eine schwache Wirkung bemerkbar. Regelmäßig doppelseitig, wenn auch auf derselben Seite stärker, wirkt der Grenzstrang auf die äußeren Geschlechtsorgane und den Schwanz. Diese bilaterale Wirkung rührt davon her, daß die Ganglien vom 2. Sacralganglion abwärts (bisweilen auch schon

vom 1.) durch Querfäden beiderseits verbunden sind; das sind aber die Ganglien, welche die erwähnten Gebilde versorgen.

Eine Tatsache, die wohl den meisten Beobachtern, welche Versuche am Sympathicus angestellt haben, aufgefallen ist, ohne daß sie aber bisher besonders hervorgehoben oder zum Gegenstand einer methodischen Untersuchung gemacht worden ist, ist die sehr viel geringere Erregbarkeit gegenüber den gewöhnlichen Induktionströmen in Vergleichung mit den Nerven der quergestreiften Muskeln oder mit sensiblen oder anderen zentripetalen Nerven.

Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man am Halse den Sympathicus und den Recurrens, deren Querschnitt nicht viel voneinander abweicht, mit tetanisierenden Strömen reizt und die Rollenabstände am Schlitteninduktorium vergleicht, bei denen dort eine Wirkung auf das Auge (Pupillenerweiterung), hier auf die Stimmbänder eintritt. Ebenso sind für wirksame Reizung der Chorda vergleichungsweise starke Ströme nötig. Das gleiche gilt für die Blasennerven, den *N. hypogastricus* und *erigens*. Am Vagus am Halse kann man die zentripetalen Atmungsfasern und die autonomen Herzhemmungsfasern miteinander vergleichen und findet für letztere ebenfalls einen erheblich geringeren Rollenabstand nötig. Als Beispiel sei ein Versuch am Kaninchen angeführt, bei dem die Reizung des zentralen Endes an der mit dem Gadschen Aëroplethysmographen verzeichneten Atmungskurve die erstere Wirkung bei einem R. A. von 58 cm ergab, während die Reizung des peripherischen Endes an den mit Hilfe der Doppelsuspension verzeichneten Kontraktionskurven des Vorhofes und der Kammer am bloßgelegten Herzen die erste sichtbare (chronotrope) Hemmungswirkung bei einem R. A. von 18 cm zeigte[1]). Auch Lewandowsky[2]) mußte, um auf einen Öffnungs-Induktionschlag eine Einzelkontraktion des *Retractor membranae nictitantis* vom Halssympathicus aus zu erhalten, zwei Daniell im primären Kreise und R. A. 10 cm anwenden. P. Schultz[3]) hat dann auch die postzellularen und präzellularen Fasern derselben Funktion untereinander verglichen. Er fand, daß bei Reizung der vom *Gangl. cervic. sup.* abgehenden Fäden stärkere tetanisierende Ströme (bei genau gleicher Dauer) nötig sind als bei Reizung des Halssympathicus, was nicht auf Unterschieden in der Größe des Querschnittes beruhte. Courtade und Guyon[4]) verglichen die Erregbarkeit verschiedener autonomer Nerven unter sich; sie fanden den *Splanchnic. major* unvergleichlich empfindlicher gegen elektrische Reize als den Vagus und in einer späteren Arbeit den Hypogastricus empfindlicher als den Erigens. In letzterem Falle wurde die Empfindlichkeit durch die Wirkung auf den Blutdruck bestimmt, es handelte sich also um Reizung sensibler Nerven, beweist also gar nichts für die Erregbarkeit der zentrifugalen autonomen Fasern.

In bezug auf die histologischen Verhältnisse wurde schon bemerkt, daß die präzellularen Fasern meist schmale markhaltige Nerven darstellen; ihr Querdurchmesser beträgt etwa 2 bis 4 μ. So charakteristisch diese schmalen Fasern für den Sympathicus sind (Bidder und Volkmann), so sind sie doch nicht ihm eigentümlich; andererseits finden sich im Sympathicus auch breite markhaltige Fasern bis zu 12 μ. Die postzellularen Fasern sind zumeist marklose (Remaksche) Fasern, doch gibt es auch markhaltige, z. B. im Hypogastricus der Katze. Ausschließlich markhaltige postzellulare Fasern gibt das *Gangl. cervic. sup.* ab. Die Ganglienzellen des Sympathicus sind überwiegend multipolar, beim Kaninchen meist zweikernig, bei den Amphibien zeigen sie eine Spiralfaser um den Achsenzylinder.

Schließlich sei noch erwähnt, daß Cleghorn[5]) den Extrakt von sympathischen Ganglien eine depressorische Wirkung auf den Blutdruck ausüben sah, die aber nicht von ihrem Cholingehalt herrührt.

---

[1]) cf. hierzu die Angaben bei Mc. William, Journ. of Physiol. 9, 378, 1888; ferner für den Frosch-Vagus: Sh. Imamura, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901, S. 187. — [2]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, S. 352. — [3]) Ebenda 1898, S. 124. — [4]) Compt. rend. Soc. de Biol. 1900, p. 532; ebenda 1901, p. 335. — [5]) Journ. of Boston Soc. of Med. scienc. 4, 239, 1900.

Außer dem eigentlichen Sympathicus gibt es im Körper noch andere sympathische oder besser autonome Fasern. Sie entstammen nicht dem Grenzstrang, sie sind nicht mit dem eigentlichen sympathischen System durch Nervenfasern verbunden, und sie entspringen nicht aus den Teilen des Rückenmarks, aus denen der Grenzstrang hervorgeht, sondern aus davon getrennten Abschnitten des Zentralnervensystems. Dazwischen liegen wieder Regionen, die nach Langleys Ansicht keine autonomen Fasern abgeben, was aber noch weiterer Prüfung bedarf. Nach den Ursprungsregionen unterscheidet Langley daher neben dem System des Grenzstranges noch drei autonome Systeme.

Das Mittelhirnsystem, dessen präzellulare Fasern im Oculomotorius austreten und im *Gangl. ciliare* endigen. Hier beginnt der autonome (sympathische) Neuron, dessen Neurit als kurzer Ciliarnerv zum Auge zieht.

Das bulbäre System aus dem Kopfmark, dessen präzellulare Fasern im 7., 9. und 10. Gehirnnerven austreten und die Schleimhaut- und Eingeweidewirkungen dieser Nerven verursachen.

Endlich das sacrale System entspringt aus dem Sacralmark; die präzellularen Fasern treten durch den 1. bis 3. Sacralnerven aus und ziehen im *N. erigens* zu Rectum, Anus, Blase und äußeren Geschlechtsorganen. Sie endigen in den hier gelegenen Ganglien des *Plexus hypogastricus*, von wo dann die postzellularen Fasern zu den Geweben gehen.

Über die Lage der Ursprungszellen (der autonomen Kerne) innerhalb der zentralen Regionen dieser drei Systeme ist zur Zeit noch nichts bekannt. Betrachten wir jetzt die physiologischen Funktionen der einzelnen Systeme im besonderen, zunächst die des eigentlichen Sympathicus.

Halssympathicus.

Der Halssympathicus ist bei seiner leichten Zugänglichkeit für die Präparation am häufigsten Gegenstand der Untersuchung gewesen, und bis in die neueste Zeit reicht die lange Reihe der an ihm gemachten Beobachtungen, die oft in sehr widerspruchsvoller Weise gedeutet worden sind. Folgendes ist sicher gestellt:

1. Wirkungen auf das Auge[1]): a) Erweiterung der Pupille durch Kontraktion des *M. dilatator pupillae*, dessen Existenz, lange ein Gegenstand der Kontroverse, nunmehr allgemein angenommen ist. b) Retraktion der *Membrana nictitans (Palpebra tertia)* infolge Kontraktion des zuerst von H. Müller beschriebenen fächerförmigen längsgestreiften (glatten) Muskels am nasalen Augenwinkel *(M. retractor palpebrae tertiae).* c) Erweiterung der Lidspalte und Vordrängen des Bulbus infolge Kontraktion der zahlreichen längsgestreiften (glatten) Muskelfasern in der *Membrana orbitalis;* auch in den Augenlidern finden sich längsgestreifte Muskelfasern, durch die sie verschmälert werden; ferner in der Tenonschen Kapsel. d) Verengerung der Gefäße der Conjunctiva und Iris. Diese Gefäßwirkung auf die Iris ist, wie schon Donders und Hamer nachwiesen, unabhängig von der Wirkung auf die Pupille, wie ja auch Langley und Anderson[2]) umgekehrt zeigten, daß die Pupillen-

---

[1]) Über die Wirkungen auf den intraocularen Druck s. dieses Handb. **3**, 467. — [2]) Journ. of Physiol. **13**, 583, 1892.

erweiterung nicht von der Gefäßwirkung herrührt. Auch die in der Chorioidea verlaufenden hinteren Ciliararterien verengern sich beim Kaninchen auf Sympathicusreizung, wie Wegner zuerst sah und Leber bestätigte[1]). Ob und in welcher Weise ein Einfluß auf die Retinalgefäße vorhanden ist, läßt sich bei der großen Zahl der entgegenstehenden Angaben noch nicht sicher sagen[2]).

e) Vermehrte Tränenabsonderung.

Die Behauptung von Weymouth Reid[3]), daß der Oculomotorius zugleich hemmende Fasern für den Dilatator enthalte, hat jüngst Anderson[4]) widerlegt. Ebensowenig läßt sich die Behauptung Reids, die auch Onuf und Collins[5]) wieder aufgestellt haben, aufrecht erhalten, daß der Halssympathicus neben den dilatierenden auch verengernde Fasern für die Pupille führe. Daß nach Dogiel[6]) der Halssympathicus pupillenerweiternde Fasern für dieselbe und pupillenverengernde Fasern für die entgegengesetzte Seite enthält, beruht, wie Schenck[7]) nachgewiesen, auf einer irrtümlichen Deutung der Tatsache, daß bei Reizung des Sympathicus einer Seite der hier vermehrte Lichteinfall konsensuell auf der anderen Seite Verengerung bewirkt. Auch die von Colema Balogh, François-Franck und zuletzt von Onuf vertretene Anschauung, daß nicht alle dilatierenden Fasern durch den Halssympathicus verlaufen, ist ebenfalls von Anderson[8]) widerlegt worden. Anderson führt den Nachweis, daß alle Fasern, die zur Iris gehen, entweder auf dem Wege des Oculomotorius oder des Sympathicus dahin gelangen. Purfour du Petit (1727)[9]), dem wir die ersten im ganzen durchaus richtigen Beobachtungen über den Einfluß der Sympathicusdurchschneidung auf das Auge verdanken, hat auch angegeben, daß nach dieser Operation die Cornea sich abflache. Einen Einfluß des Sympathicus auf die Gestalt der Linse fanden dann Morat und Doyon[10]), die in dem Sympathicus den Antagonisten des Oculomotorius für die Accommodation sahen. Dagegen hat Heese[11]) in einer sorgfältigen Arbeit jeden Einfluß des Sympathicus bei Kaninchen und Katze auf die Gestalt der Cornea und der Linse und auf die Accommodation bestritten. Auch Langley und Anderson[12]) konnten keinen Einfluß auf die Linsengestalt feststellen, zu welchem Resultat übrigens 1868 schon Hensen und Völkers gekommen waren. Heß und Heine[13]) und auf Veranlassung von Heß noch einmal Römer und Dufour[14]) haben, ohne Kenntnis der Heeseschen Arbeit, bei Hunden und Kaninchen ebenfalls einen Einfluß der Sympathicusreizung auf die Accommodation in Abrede gestellt. Im gleichen Jahre erschien dann eine Arbeit von Terrien und Camus[15]), die keine Abnahme, sondern eine Zunahme der Refraktion des Auges um 1 bis 2,5 D auf Reizung des durchschnittenen Sympathicus fanden.

2. Vasomotorische Wirkungen. Wie zuerst Claude Bernard[16]) fand, hat Reizung des Halssympathicus Kontraktion der Blutgefäße der Haut und Schleimhaut des Kopfes und der Speichel- und anderer Drüsen zur Folge. Diese Wirkung ist leicht demonstrabel am Ohr des Kaninchens; sehr deutlich ist sie auch an den Speicheldrüsen, nur schwach an der Zunge. Infolge der Gefäßverengerung und der dadurch verminderten Blutzufuhr sinkt die Temperatur der betreffenden Kopfseite; beim Kaninchen fühlt sich das Ohr

---

[1]) Leber, Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges, in Gräfe-Sämisch, Handb. d. Augenheilk., II. Aufl., 1. Teil, II. Bd., XI. Kap., p. 198, 1903. — [2]) cf. Leber, l. c. p. 144. — [3]) Journ. of Physiol. **17**, 438, 1895. — [4]) Ebenda **30**, 290, 1904. — [5]) l. c. — [6]) Pflügers Arch. **56**, 500, 1894; cf. Tümanziew, ebenda **69**, 189, 1897. — [7]) Ebenda **62**, 494, 1896 u. **75**, 110, 1899. — [8]) Journ. of Physiol. **30**, 15, 1904. — [9]) Hist. de l'Acad. Roy. des Sciences. — [10]) Arch. de Physiol. **3**, 507, 1891. — [11]) Pflügers Arch. **52**, 565, 1892. — [12]) Journ. of Physiol. **13**, 554, 1892. — [13]) Gräfes Arch. **46**, 243, 1898. — [14]) Ebenda **54**, 491, 1902. — [15]) Arch. d'Ophthalmol. 1902, Juni, p. 385; Compt. rend. Soc. Biol. 1902, p. 579. — [16]) Compt. rend. Soc. Biol. 1851, p. 163.

deutlich kühler an. Dastre und Morat[1]) fanden zuerst, daß beim Hunde Reizung des Halssympathicus mit mittelstarken und starken Strömen Gefäßerweiterung und dadurch lebhafte Rötung der Schleimhaut von Lippen, Zahnfleisch, Wangen, hartem Gaumen, Nase und benachbarten Hautteilen hervorruft; bei schwachen Strömen erfolgt zuerst Gefäßverengerung. Bei allen anderen bisher untersuchten Tieren tritt bei Strömen jeder Stärke primäre Verengerung auf.

Die Nerven für die Ohrgefäße des Kaninchens stammen nicht bloß vom *Gangl. cervic. sup.*, sondern auch vom *Gangl. stellatum*, von wo sie mit dem *N. vertebralis* zum 3. Cervicalnerven ziehen. Reizung dieses Nerven oder seines Astes, des *N. auricularis magnus*, ruft, wie Schiff zuerst gefunden, Kontraktion der Gefäße an der Spitze des Ohres hervor. Neuerdings geben I. S. und Clara Meltzer[2]) an, daß in der Mehrzahl der Fälle (von 24 Kaninchen) der 3. Cervicalnerv die Vasomotoren für das ganze Ohr führt mit Ausnahme eines kleinen Bezirks um die unteren zwei Drittel der Zentralarterie, für den der Sympathicus die Vasomotoren enthält. Links sind die Reizwirkungen (wie die Durchschneidungswirkungen) stets ausgesprochener als rechts. Damit stimmt überein, daß beim Kaninchen der linke Sympathicus meistens stärker ist als der rechte. Ein Einfluß auf die Hirngefäße, verengernder oder erweiternder, wie er von Hürthle, François-Franck und anderen behauptet worden, ist von Hill und Macleod[3]), wie schon vorher von R. F. Fuchs, von Bayliss und Hill, bestritten, neuerdings von Jensen[4]) wieder aufrecht erhalten worden.

3. Sekretorische Wirkung auf die Speicheldrüsen (das Nähere s. dort), auf die Tränendrüsen, auf die Drüsen der Schleimhaut des Kopfes und, wo solche sich finden, auf die Schweißdrüsen.

4. Pilomotorische Wirkung. Bei der Katze werden nach Langley und Sherrington[5]) die Haare in einem Bezirk zwischen Auge und Ohr (*face area*), in der Occipitalgegend, bisweilen auch in der ganzen Rückengegend des Kopfes und in der vom 3. Cervicalnerv versorgten Nackengegend aufgerichtet; beim Affen an der Stirn, Kopfhaut und in der Schläfen- und Wangengegend. Beim Igel erfolgt Aufrichtung der Stacheln in der Kopf- und oberen Nackengegend.

Ferner ist eine Teilnahme des Halssympathicus an der motorischen Innervation des Kehlkopfes beim Hunde von Onodi[6]) und von Broeckaert[7]) behauptet. Nachprüfung durch P. Schultz[8]) aber hat ergeben, daß bei Affe, Hund, Katze, Kaninchen der Halssympathicus keine motorischen Fasern für den Kehlkopf enthält. Ein aus der menschlichen Pathologie neuerdings veröffentlichter Fall, der die Innervation des Kehlkopfes durch den Sympathicus beweisen soll, ist nicht eindeutig[9]).

Durchschneidet man den Sympathicus am Halse, so treten entsprechend den beschriebenen Reizwirkungen gewisse Ausfallserscheinungen auf. Daraus geht hervor, daß der Sympathicus vom Zentralnervensystem her dauernd einen Zustand mäßiger Erregung, einen Tonus, auf gewisse von ihm versorgte

---

[1]) Compt. rend. Acad. d. sc. **91**, 393, 441, 1880; Rech. expérim. sur le système nerv. vaso-moteur, Paris 1884, p. 102; cf. auch Langley and Dickinson, Proc. Roy. Soc. London **47**, 380, 1890. — [2]) Americ. Journ. of Physiol. **9**, 57, 1903. — [3]) Journ. of Physiol. **26**, 394, 1901. — [4]) Pflügers Arch. **103**, 196, 1904; cf. Biedl und Reiner, Pflügers Arch. **79**, 158, 1900. — [5]) Journ. of Physiol. **12**, 278, 1891; cf. Langley, ebenda **15**, 176, 1894; für den Igel, ebenda **14**, 1893. — [6]) Die Anatomie und Physiologie der Kehlkopfnerven, Berlin 1902. — [7]) Etude sur le nerf récurrent laryngé, Bruxelles 1903, p. 145 ff. — [8]) Arch. f. Laryngol. **16** (1903). — [9]) Krebs, Stimmstörung nach Verletzung des Halssympathicus; achte Versammlung d. Vereins südd. Laryngol. 1901 in Heidelberg, S. 32.

Gewebe unterhält; dieser wird normalerweise reflektorisch durch hemmende Wirkung vom Zentralnervensystem her unterbrochen. Solche Gebilde, die sich in einem Tonus befinden, sind zunächst der *Dilatator pupillae* und die längsgestreiften (glatten) Muskeln des Auges. Daher tritt nach Durchschneidung des Halssympathicus eine Verengerung der Pupille auf, indem der gleichzeitig vom Oculomotorius auf den Sphincter ausgeübte Tonus überwiegt; ferner erfolgt Vortreten der *Membrana nictitans*, Verengerung der Lidspalte (*Ptosis sympathica*) und Zurückziehen des Augapfels. In einem Tonus befinden sich ferner die Blutgefäße des Kopfes, so daß nach der Durchschneidung eine Erweiterung und wegen der dadurch bedingten stärkeren Blutzufuhr eine Erhöhung der Temperatur eintritt, beides besonders leicht wieder am Kaninchenohr zu demonstrieren. Weniger deutlich ist die Gefäßerweiterung an den Schleimhäuten, nur in der Conjunctiva ist sie noch ausgesprochen. Keine bestimmten paralytischen Effekte zeigen die Speicheldrüsen, was gegenüber der bekannten paralytischen Sekretion nach Chordadurchschneidung hervorgehoben werden muß. Unmittelbar nach der Durchschneidung des Halssympathicus tritt wohl eine Erweiterung der Drüsengefäße ein, die aber bald vorüber geht; eine Abnahme in der Größe der Drüse oder eine histologische Veränderung der sezernierenden Zellen konnte Langley beim Kaninchen nicht nachweisen [1]).

Diese paralytischen Effekte treten gewöhnlich innerhalb weniger Sekunden nach der Durchschneidung bis zur vollen Höhe ein, nur bei narkotisierten Tieren kann sich der Eintritt verzögern. Nach einiger Zeit erfolgt bis zu einem gewissen Grade Rückkehr zur Norm. Wie weit schließlich diese Rückkehr geht, darüber lauten die Angaben im einzelnen verschieden. Sie ist übrigens bei verschiedenen Tieren verschieden, beim Kaninchen im allgemeinen größer als bei Katze, Hund, Affe.

Die Verengerung der Pupille auf der durchschnittenen Seite bleibt bei Katze und Hund dauernd deutlich, wenn sie auch geringer ist als zu Anfang; beim Kaninchen ist die Differenz zwischen operierter und nicht operierter Seite schon nach ein bis zwei Wochen sehr gering. Die Lidspalte zeigt bei der Katze noch nach mehreren Monaten eine mehr oder minder deutliche Verengerung; die *Membrana nict.*, die in den ersten Tagen die Cornea bis zur Hälfte bedeckt, zieht sich fast vollständig zurück, doch tritt sie dann bisweilen wieder weiter hervor. Sehr langsam geht bei Affe, Hund und Katze die Gefäßerweiterung zurück; ob dies überhaupt vollständig geschieht, scheint fraglich. Beim Kaninchen geht die Erweiterung der Ohrgefäße nach Durchschneidung des Halssympathicus oft schon nach vier bis fünf Tagen fast vollständig zurück; hier treten möglicherweise die im *N. auricularis magnus* verlaufenden Gefäßnerven ergänzend ein, die ja nach I. S. und Clara Meltzers Beobachtungen einen größeren Anteil an der Gefäßinnervation der Kaninchenohres haben. Damit hängt zusammen, daß nach diesen Autoren [2]) die nach Durchschneidung der Cervicalnerven eintretende Blutüberfüllung immer länger anhält als nach Sympathicusdurchschneidung. Doch werden auch nach Durchschneidung beider Nerven die Blutgefäße schließlich wieder enger. In diesem Falle bewahren sie auch, wie schon Schiff [3]) fand, ihre Erregbarkeit und Kontraktilität und zeigen die bekannten rhythmischen Volumschwankungen.

Mit der Hyperämie hat Saalfeld [4]) die von Schiff und dann von S. Mayer gemachte und von ihm bestätigte Beobachtung in Zusammenhang gebracht, daß bei Kaninchen nach voraufgegangener Resektion des Halssympathicus und des

[1]) Journ. of Physiol. 6, 71, 1885; cf. Bradford, ebenda 9, 304, 1888. — [2]) l. c. — [3]) Schiff, Arch. f. physiol. Heilk. 13, 525, 1854; cf. Leçons sur la physiol. de la digestion, Turin. 1867, p. 233. — [4]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901, S. 429.

Auricularis magnus und gleichzeitiger Enthaarung beider Ohren das Wachstum der Haare auf der operierten Stelle wesentlich energischer ist als auf der gesunden. Eine gleiche Beobachtung hat Levinsohn[1]) am Affen gemacht. Auch Pye-Smith[2]) sah ohne vorausgegangene Depilierung am Kaninchen nach Durchschneidung derselben Nerven die Haare länger und dichter als auf der normalen Seite wachsen.

Daß die Ausfallserscheinungen in gewissem Umfange auch noch nach langer Zeit bestehen können, dafür liegen Beobachtungen von Cl. Bernard, Budge, Schiff, Pye-Smith[3]) und Paneth[4]) vor. Pye-Smith fand bei einem Kaninchen nach Durchschneidung des Halssympathicus und des *Auricularis magnus* die paralytischen Effekte in nahezu maximaler Ausdehnung noch nach 5 Jahren 7 Monaten bestehen. Hier hatten sich auch die rhythmischen Pulsationen an den Ohrgefäßen nicht wiederhergestellt.

Auch das Eintreten trophischer Störungen nach Resektion des Halssympathicus ist behauptet worden, insbesondere sollten sie am Auge hervortreten, wenn man die Operation am neugeborenen Tiere vornimmt. Schon Purfour du Petit und später Cl. Bernard sahen bei Hunden, Vulpian beim Meerschweinchen nach Sympathicusdurchschneidung Verkleinerung des Bulbus. Angelucci[5]) beobachtete bei jungen Hunden nach Exstirpation des *Gangl. cervic. sup.* auf der betreffenden Kopfseite Alopecie im Gesicht, schwächere Entwickelung der Schädelknochen, Verminderung des Bulbusgewichts (um $^1/_6$) und des Bulbusdurchmessers. Die Folgeerscheinungen am Auge konnten jedoch von Hertel, Roebroeck, Levinsohn[6]) am Kaninchen nicht bestätigt werden. Auch am Affen fand Levinsohn keine gröberen Störungen, nur glaubte er eine Verkleinerung des vorderen Augenabschnittes und nach Ganglionexstirpation eine Verlängerung und Verschmälerung des Sphincter feststellen zu können. Keine wesentlichen Wachstum- oder Ernährungsstörungen nach Sympathicusresektion fanden ferner Moussu und Charrin[7]) bei jungen Hunden, Ziegen, Kaninchen. Auch über die Ausfallserscheinungen beim Menschen liegen hinreichende Erfahrungen vor, besonders aus neuerer Zeit, da man die Resektion des Sympathicus zur Heilung des Glaucoms, des Morbus Basedowii und sogar der Epilepsie empfohlen hat. Die beobachteten Folgen sind im wesentlichen von gleicher Art wie die bei den Tieren, und auch die Restitution vollzieht sich in ähnlichem Umfange. Dauernd bestehen bleibt, nur in vermindertem Grade, die Pupillenverengerung, die Ptosis und die Gefäßerweiterung am Ohr und im Gesicht. Eine charakteristische Erscheinung tritt noch hinzu. Beim Menschen finden sich im Gesicht Schweißdrüsen; infolgedessen tritt nach Sympathicusresektion auch Ausbleiben der Schweißsekretion in der entsprechenden Gesichtshälfte auf. Neuerdings haben Jonnesco und Floresco[8]) einen interessanten Bericht veröffentlicht. Noch $3^1/_2$ Jahre nach Sympathicusresektion zeigte der Patient Pupillenverengerung, Ptosis und Gefäßerweiterung; das sind bleibende Störungen (siehe oben den Bericht von Krebs). Vorübergehend sind Verminderung des Augendruckes, Ausbleiben des Schwitzens, Erschwerungen des Kauens und Schluckens. Weder am Auge noch am Gehirn konnten Funktionsstörungen nachgewiesen werden, ebensowenig trophische Störungen.

Was den Ursprung der präzellularen Fasern aus dem Rückenmark angeht, so sei daran erinnert, daß die von Waller und Budge gemachte Entdeckung des Austrittes der pupillenerweiternden Fasern aus dem Rückenmark durch den zweiten Thoracalnerven es war, welche zuerst den Anschauungen über den Zusammenhang zwischen dem sympathischen und dem zentralen Nervensystem eine bestimmte Grundlage gab. Durch zahlreiche spätere Unter-

---

[1]) Gräfes Arch. **45**, 144, 1902. — [2]) Journ. of Physiol. **8**, 25, 1887. — [3]) l. c. — [4]) Zentralbl. f. Physiol. 1887, S. 272. — [5]) Arch. di Ottalm. **1** (1883). — [6]) Gräfes Arch. **55**, 144, 1902; cf. auch Leber, l. c. S. 107. — [7]) Compt. rend. Acad. d. scienc. **135**, 1018, 1902. — [8]) Arch. de Physiol. et Pathol. gén. 1902, p. 845.

suchungen ist dann der Ursprung der präzellularen Fasern für die verschiedenen Gewebe aufgeklärt worden, wobei besonders die Arbeiten der englischen Forscher genannt werden müssen. Die folgende nach Langley entworfene Tabelle gibt in übersichtlicher Weise die wesentlichen Ergebnisse für die Katze wieder. Durch die Zahlen soll annähernd die Stärke der Wirkungen ausgedrückt werden.

Brustnerven	*Dilatator pupillae*, Gefäße der Iris	*Membrana nict.*, Muskeln der Orbita u. der Augenlider	Sekretion der Submaxillardrüse	Blutgefäße des Ohres und des Kopfes	Haare des Gesichtes	Haare hinten am Kopf und am oberen Teil des Halses
I	6	5	2	2		
II	5	6	6	6		
III	2	4	4	6		
IV		2	3	4	4	2
V		1	1	2	6	5
VI					5	6
VII					3	3

Hinzuzufügen ist, daß verschiedene Tiere im einzelnen eine etwas verschiedene Anordnung zeigen. So entstammen die Sekretionsfasern für die Submaxillardrüse des Hundes dem 2. bis 5. Brustnerven, die stärkste Wirkung gibt der zweite. Die Pilomotoren für die Kopfgegend entspringen beim Affen nach Sherrington vom 2. bis 5. Brustnerven.

Alle diese Nerven, die im Halssympathicus aufwärts steigen, sind nach obigem Schema präzellulare Fasern. Sie haben keine Zellunterbrechung in den Ganglien, die sie durchlaufen (oberste Brustganglien, *Gangl. stellatum*, *Gangl. cervic. inf.*), sondern sie endigen erst im *Gangl. cervic. sup.* um die Zellen der hier beginnenden sympathischen Neuronen, von denen dann die postzellularen Fasern abtreten [1]). Doch ist zu bemerken, daß bisweilen einige versprengte Zellen schon unterhalb des Ganglions im Halssympathicus selbst sich vorfinden, so daß also hier schon einige präzellulare Fasern endigen.

Über den Verlauf der postzellularen Fasern finden sich die ersten Angaben bei Waller und Budge [2]). Sie konnten nach Durchschneidung der zur *Carotis int.* gehenden Äste degenerierte Fasern zum *R. ophthalmicus* des Trigeminus verfolgen; Reizung dieses Astes brachte dann nicht mehr, wie vorher, Pupillenerweiterung hervor. In der Tat verlaufen, wie neuere Untersuchungen bestätigt haben, die Pupillenerweiterungsfasern und auch die Nerven zu den übrigen längsgestreiften (glatten) Muskeln des Auges mit jenem Trigeminusast und treten in die langen Ciliarnerven über. Überhaupt zieht die Mehrzahl der postzellularen Fasern zu den Ästen des Trigeminus und verbreitet sich mit seinen sensiblen Zweigen; außer den genannten gehen die Vasomotoren für Haut und Schleimhaut zum *R. maxill. sup.* und *inf.* Für den hinteren Teil der Zunge, für Pharynx und Larynx verlaufen

[1]) Am *Gangl. cervic. sup.* fand Eve, daß Abkühlung und Erwärmung bis zu bestimmten Temperaturgraden die Fortleitung der Erregung im Ganglion aufhebt, Rückkehr zur Norm sie wieder herstellt. Journ. of Physiol. 26, 119, 1900. — [2]) Compt. rend. Acad. d. scienc. 33, 418, 1851.

die postzellularen Fasern im Glossopharyngeus, in den Pharyngealzweigen und im *Laryngeus sup.* des Vagus; einige wenige Fasern für die Zunge finden sich auch im Hypoglossus. Was die vom *Gangl. cervic. sup.* für das Ohr abgehenden Vasomotoren anlangt, so läuft bei der Katze ein Teil derselben auf dem Wege der grauen Äste, die das Ganglion zu den ersten drei Cervicalnerven abgibt. Beim Kaninchen treten sie meist in das Bündel über, das vom Ganglion zur *Carotis ext.* geht. Doch enthalten bei Katze und Kaninchen auch die vorderen vom Ganglion abgehenden Bündel Vasomotoren für das Ohr; beim Hunde sind darin die Mehrzahl dieser Vasomotoren enthalten. Die Fasern für die großen Speicheldrüsen ziehen in den Ästen zur *Carotis ext.* Außerdem geht noch vom Ganglion je ein Bündel zur *Carotis int.*, eins zum Oculomotorius und eins zum Abducens, deren Bedeutung noch nicht feststeht.

Brust-, Bauch- und Beckensympathicus (Grenzstrang).

Vertebrale Ganglien.

Die Kette der vertebralen Ganglien versorgt, wie erwähnt, die autonomen Gebilde der Haut des Stammes und der Extremitäten. Im einzelnen sind die Wirkungen folgende:

1. Vasomotorische Wirkung: Kontraktion der Arterien, an verschiedenen Stellen in verschiedener Stärke. So ist von Lewaschew[1]) die schon von Grützner und Heidenhain[2]) gefundene interessante Tatsache bestätigt, daß die vasoconstrictorische Wirkung auf die Zehen und auf die Pfote größer ist als auf den Unterschenkel und auf diesen wieder größer als auf den Oberschenkel, was Lewaschew mit der Wärmeregulation des Körpers in Zusammenhang bringt. Auf die Kapillaren sind bisher Reizwirkungen von Nerven nicht beobachtet worden, für die Venen ist constrictorische Wirkung bei Kaninchen und Katzen am Schenkel behauptet worden[3]). Auch Dilatation der Arterien tritt unter gewissen Umständen ein und dadurch Rötung der Haut und Erhöhung ihrer Temperatur. Solche vasodilatatorische Wirkung war schon oben beim Halssympathicus erwähnt; sie wurde von Dastre und Morat beim Hunde gefunden. Die Existenz solcher Erweiterungsfasern für die Hautgefäße überhaupt wurde zuerst durch Goltz am *N. ischiadicus* sichergestellt[4]).

Reizte er nämlich diesen Nerven mit tetanisierenden Strömen, nachdem er ihn einige Tage zuvor durchschnitten hatte, so erhielt er primäre Gefäßerweiterung im Bereich der von dem Nerven versorgten Hautbezirke. Diese Beobachtung stand im Gegensatz zu allen bisherigen Beobachtungen, wobei man immer nur bei Reizung des durchschnittenen Ischiadicus Gefäßverengerung erhalten hatte. Ostroumoff[5]) gelang es, diesen Widerspruch zu lösen, indem er zeigte, daß die Gefäßerweiterungsnerven im durchtrennten Nervenstamm länger ihre Erregbarkeit bewahren als die gefäßverengernden, so daß nach einigen Tagen nur die ersteren reizbar sind, nicht aber die letzteren. Daß man bei Reizung der frischen Nerven Gefäßverengerung bekommt, liegt daran, daß hier die Wirkung der Gefäßverengerer überwiegt. Noch eine weitere Verschiedenheit zwischen Vasoconstrictoren und

---

[1]) Pflügers Arch. **28**, 397, 1882. — [2]) Ebenda **16**, 1, 1877. — [3]) Bancroft, Americ. Journ. of Physiol. **1**, 477, 1898; s. a. Thompson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 102. — [4]) Pflügers Arch. **9**, 174, 1874. — [5]) Ebenda **12**, 288, 1876.

Vasodilatatoren konnte Ostroumoff nachweisen. Am frisch durchschnittenen *N. ischiadicus* gelang es nämlich, eine primäre Gefäßerweiterung zu erzielen, wenn man ihn mit schwachen tetanisierenden Strömen reizt. Hier also verhalten sich die Dilatatoren gerade umgekehrt, wie die im Halssympathicus des Hundes, die nicht auf schwache, sondern gerade auf mittelstarke und starke Reize ansprechen. Ferner kann man primäre Gefäßerweiterung erhalten, wenn man mit einzelnen Induktionschlägen in großen Pausen (von 1 bis 5 Sekunden) reizt. Über die Art, wie die Gefäßerweiterung auf Reizung der Nerven zustande kommt, liegen zurzeit nur Hypothesen vor, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Nur das sei erwähnt, daß die Annahme von Dastre und Morat[1]), daß die gefäßerweiternden Nerven auf die Zellen der Ganglien wirken, von denen die gefäßverengernden Nerven ausgehen, von Langley einfach dadurch widerlegt ist, daß, wo Gefäßerweiterung bewirkt wird, dieselbe auch von den postzellularen Fasern hervorgerufen wird[2]).

2. Sekretorische Wirkung auf die Schweißdrüsen, wie sie sich bei Katze und Hund an den Ballen der Fußsohle vorfinden.

3. Pilomotorische Wirkung: bei Katze, Hund, Affe im Bereiche des Rückens nahe der Mittellinie, bei der Katze auch am ganzen Schwanz. Beim Igel werden dementsprechend die Stacheln aufgerichtet, beim Menschen kommt es zur Bildung der *Cutis anserina.*

Die präzellularen Fasern für diese Wirkungen treten, wie erwähnt, durch die weißen *Rami corum.* der Thoracal- und oberen Lumbalnerven aus dem Rückenmark in den Grenzstrang über. Da bei der Katze das Aufrichten der Haare sehr deutlich sich abhebt, und da Nikotin hier sich voll wirksam erweist, so hat Langley besonders dieses Tier und diese Wirkungen benutzt, um die zentralen Ursprünge und den peripherischen Verbreitungsbezirk der vertebralen Ganglien im Einzelnen aufzuklären[3]). So gibt die

Sympath. Ganglien		Spinale Nerven
	G. c. s.	(I) (II) (III) IV V VI VII
	G. st.	IV V VI VII VIII (IX)
Thoracale	5.	VI VII VIII IX
	6.	VII VIII IX X
	7.	VII VIII IX **X**
	8.	VII VIII IX **X**
	9.	VII VIII IX
	10.	**VII** VIII IX X
	11.	**VII** **VIII** IX X **XI**
	12.	**VIII** **IX** X XI
	13.	X XI XII
Lumbale	1.	**X** XI XII XIII
	2.	**X** XI XII XIII I
	3.	**XI** XII XIII I II
	4.	**XI** XII XIII I II III
	5.	(XII) (XIII) I II III
Sacrale	1.	(XII) (XIII) (I) (II) (III)
	2.	**XII** XIII I II III
	3.	**XIII** I II III
	4.	**I** II III
	5.	**I** II III
Coccyg.	c.	II III (IV)

[1]) Recherches expérim. sur le syst. nerv. Paris 1884, p. 215, 326 ff. — [2]) Langley, Journ. of Physiol. **11**, 153, 1890; **15**, 176, 1893; Langley and Dickinson, Proceed. Roy. Soc. **46**, 424, 1889; **47**, 388, 1890; Langley and Sherrington, Journ. of Physiol. **12**, 278, 1891 u. a. — [3]) Journ. of Physiol. **15**, 176, 1893.

vorstehende Tabelle **Langleys** die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse über die Verbindungen der vertebralen Ganglien mit den einzelnen spinalen Nerven bei der Katze wieder. Man kann also hieraus für jedes vertebrale Ganglion die Herkunft der in ihm endenden präzellularen Fasern, d. h. seine Wurzeln aus dem Zentralnervensystem ablesen.

Die fetten Zahlen geben die mehr inkonstanten Verbindungen an, die eingeklammerten solche Verbindungen, die nicht durch pilomotorische Wirkungen ermittelt sind.

G. c. s. = *Gangl. cervicale sup.*; *g. st.* = *Gangl. stellat.*, das zugleich die ersten drei Brustganglien umfaßt; das vierte hat wahrscheinlich dieselben Verbindungen wie das fünfte.

Für die Extremitäten fehlen die Pilomotoren; um hier die Verteilung der Nerven kennen zu lernen, beobachtet man die sekretorische Wirkung auf die Schweißdrüsen, die sich recht genau an den Fußsohlen der Katze [1]) (und auch des Hundes) abgrenzen läßt. Die sekretorischen Fasern (für die vasomotorischen gilt im allgemeinen das gleiche) verlaufen für die Vorderpfote der Katze durch den 4. bis 9. Brustnerven und enden im *Gangl. stellatum*; von eben diesen Nerven (nur der 9. ist ausgenommen) erhält das *Ganglion stellatum* auch Pilomotoren. Die stärkste Wirkung gibt der 7. Brustnerv, eine geringere die anderen. Für die Hinterpfote treten bei der Katze die sekretorischen (und vasomotorischen) Fasern vom 12. Brust- bis zum 3. Lumbalnerven inklusive aus und gehen zum 1. bis 4. Sacralganglion.

Was die peripherische Verbreitung der postzellularen Fasern angeht, so gibt jedes Ganglion pilomotorische und vasomotorische Fasern durch die grauen Rami zu dem zugehörigen Spinalnerven ab. Nur das *Gangl. cervic. sup.*, *stellat.* und *coccygeum*, also Ganglien, wo die segmentale Gliederung verwischt ist (daher bisweilen auch die untersten Sacralganglien) geben Fasern zu mehreren Spinalnerven ab. Was den weiteren Verlauf angeht, so versorgen die Pilomotoren einen bandartigen Streifen nahe der Mittellinie, der dem sensiblen Verbreitungsbezirk des *Ramus dorsalis* der Spinalnerven entspricht.

Die ganze Anordnung wird unterbrochen da, wo die Nerven für die vordere und hintere Extremität abtreten, im *Plexus brachialis* und im *Plexus lumbo-sacralis*. Von den Nerven, welche die Plexus bilden, entsenden der mittelste oder zwei mittlere keinen dorsalen Hauptast für die Rückenhaut, diese führen auch keine Pilomotoren; vielmehr laufen die sympathischen Fasern, wie die Nerven selbst, mit ihnen direkt zur Extremität. Im *Plexus brachialis* gibt keine Pilomotoren ab der 8. Cervicalnerv, bisweilen dazu noch der 7. Cervicalnerv oder der 1. Brustnerv. Im *Plexus lumbo-sacralis* ist es der 1. Sacralnerv (bisweilen auch noch der 2. Sacralnerv oder der 5. Lumbalnerv). Es folgt also, wenn 1. und 2. Sacralnerv keine Pilomotoren abgeben, in der Hautversorgung auf den 5. Lumbalnerv unmittelbar der 3. Sacralnerv, und an das Band, in welchem die Haaraufrichtung von dem 5. Lumbalnerv versorgt wird, schließt sich unmittelbar an das Band, in welchem die Haaraufrichtung vom 3. Sacralnerven bewirkt wird. Beachtet man genauer die Größe der Bandstreifen, welche in der Rückenhaut die Pilomotoren der aufeinander folgenden Ganglien versorgen, so zeigt sich, daß sie nach oben und unten sehr wenig (1 bis 2 mm) in einander übergreifen, während hier die Versorgungsgebiete der sensiblen Hautäste, wie Sherrington gezeigt hat, sich bis zur Hälfte überlagern. Gerade umgekehrt ist es bei den Extremitäten. Hier findet, wie die sekretorischen Fasern lehren, eine beträchtliche Überlagerung der sympathischen Nerven statt [2]).

---

[1]) Langley, Journ. of Physiol. **12**, 368, 1891; ebenda **13**, 183, 1891; ebenda **17**, 299, 1894; Bayliss and Bradford, Journ. of Physiol. **12**, 375, 1891; ebenda **14**, 10, 1894. — [2]) Über die Pilomotoren des Ziesels s. Kahn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, S. 239.

4. Außer den genannten pilomotorischen, sekretorischen und vasomotorischen Wirkungen in der Haut des Rückens, der Extremitäten und des Schwanzes beherrscht der Beckenteil des Sympathicus bei Kaninchen, Katze, Hund auch noch die autonomen Gebilde in der Haut des Anus und der äußeren Geschlechtsorgane [1]). Seine Reizung bewirkt Kontraktion der längsgestreiften (glatten) Muskeln und der Blutgefäße in der Haut der Anogenitalgegend und des Penis und der Vagina. Im einzelnen sind die verschiedenen Wirkungen bei verschiedenen Tieren dem Grade nach etwas verschieden; beim Weibchen sind die entsprechenden Wirkungen im allgemeinen etwas schwächer. Beim Hunde ist besonders stark entwickelt der *Retractor penis*, an dem Sympathicusreizung auch starke Kontraktion hervorbringt, ebenso, wie auch bei den anderen Tieren, an den Blutgefäßen, den längsgestreiften Muskeln des Körpers des Penis und des Praeputiums. Starke Kontraktion zeigt auch die *Tunica dartos* bei Katze und Hund, nicht aber die Blutgefäße des Scrotums. Sehr schwach ist die Scrotalkontraktion beim Kaninchen.

Den Ursprung aus dem Rückenmark als präzellulare Fasern nehmen die Nerven bei der Katze, wie für die Rückenhaut, ebenso auch für diese Gebilde durch den 13. Brust- und die ersten drei Lumbalnerven; dazu kommt aber noch der 4. Lumbalnerv; die Fasern enden im 3., 4. und 5. Sacralganglion. Die stärkste Wirkung hat der 2. und 3. Lumbalnerv, die schwächste der 13. Brustnerv. Der 4. Lendennerv hat also zwar keine Wirkung auf die Haare des Schwanzes und die Schweißdrüsen und Blutgefäße des Fußes, wohl aber bewirkt er deutliche Kontraktion der genannten Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane. Diese Tatsache ist von Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage, ob die präzellularen Fasern eines Nerven mit allen Arten von Nervenzellen in einem Ganglion verbunden sind. Die vorstehende Tatsache beweist, daß dies offenbar nicht der Fall ist, vielmehr findet eine Auswahl in der Verbindung der präzellularen Fasern mit den Zellen verschiedener Gebiete statt. Es beschränken sich gewisse präzellulare Fasern auf die Zellen für ein bestimmtes Gebiet und ziehen an Zellen für andere Gebiete derselben, ohne Verbindung mit ihnen einzugehen, vorbei.

Von den Zellen der Ganglien gehen, wie bei den Hautästen, die grauen Fäden als postzellulare Fasern zu den Spinalnerven; in diesem Falle sind es diejenigen, welche den *Plexus pudendus* bilden. Mit dessen Ästen ziehen sie zur Peripherie, und zwar sind es besonders die Endzweige des *N. pudendus*, der *N. haemorrhoidalis inf.* zur Haut der Analgegend, die *Nn. perinaei* mit den Scrotalnerven und der *N. dorsalis penis (clitoridis)*. Bemerkenswert ist, daß diese Nerven zugleich quergestreifte Muskeln dieser Organe versorgen. Im allgemeinen gibt auch hier jedes Ganglion einen grauen Ast zu dem zugehörigen Spinalnerven ab, nur erleidet diese Regel hier ebenfalls eine Ausnahme, insofern gerade die letzten Sacralganglien nicht selten miteinander verschmelzen. Ferner sind, wie schon bemerkt, die Ganglien auch durch Querkommissuren miteinander verbunden; bei Reizung einer Hälfte erhält man also auch aus diesen Gebilden doppelseitige Wirkung. Einige Fasern für diese Gegend verlaufen übrigens nicht mit den Hautästen, sondern kommen vom *Gangl.*

---

[1]) Langley and Anderson, Journ. of Physiol. **18**, 67, 1895; ebenda **19**, 72, 1895; ebenda **20**, 85, 1895.

mesent. inf., also von einem prävertebralen Ganglion; ihr Ursprung aus dem Rückenmark ist aber der gleiche wie der von den vertebralen Ganglien kommenden Fasern.

Bemerkt sei schließlich noch, daß die äußeren Geschlechtsorgane und ihre Hautgebilde auch vom sacralen System durch den *N. erigens* innerviert werden, worauf wir noch zurückkommen.

Wie die sympathischen Fasern den Hautästen der Spinalnerven folgen, so kann man auch annehmen, daß sie die Muskeläste begleiten, um hier die Gefäße zu versorgen. In der Tat haben Vulpian[1]) bei Reizung des *N. ischiadicus*, Grützner und Heidenhain[2]) auch bei Reizung des Bauchsympathicus Gefäßverengerung im *M. gastrocnemius* erhalten. Doch heben diese Forscher, wie auch Sadler[3]), Hafiz[4]) und Gaskell[5]) hervor, daß die Wirkung sehr viel schwächer ist als bei anderen Organen. Langley[6]) glaubt aber, daß die bis jetzt vorliegenden Ergebnisse die Existenz von constrictorischen Nerven für die Muskelgefäße nicht hinreichend beweisen, seine direkten Beobachtungen sprechen dagegen. Bei mikroskopischer Beobachtung der Augenmuskeln oder der Muskeln des Kehlkopfes konnte er keine Verengerung der kleinen Blutgefäße bei Reizung des Halssympathicus bemerken. Auch die Frage nach der Existenz gefäßerweiternder Nerven im Muskel ist noch nicht geklärt. Zwar ist das Vorkommen solcher Nerven von Sadler, Hafiz, Gaskell, Heidenhain und Grützner behauptet worden. Sie beobachteten die aus den Muskelvenen ausfließende Blutmenge, Heidenhain die Temperatur, Gaskell auch direkt die Veränderung der Gefäßlumina unter dem Mikroskop. Langley[7]) hält auch diese Ergebnisse nicht für beweiskräftig, wenn er auch nicht die Möglichkeit des Vorkommens solcher Nerven in Abrede stellen will. Was insbesondere Gaskells Beobachtungen angeht, daß Reizung des Trigeminus beim Frosch primäre Erweiterung im *M. mylohyoideus* bewirkt, so kann man daraus deshalb keinen Schluß auf das allgemeine Verhalten der Muskeln ziehen, weil der *M. mylohyoideus* zur Zunge gehört, und für diese sind auch bei den Säugern dilatierende Fasern nachgewiesen.

Die prävertebralen Ganglien.

Das **Ganglion stellatum** ist das prävertebrale Ganglion für die Brusteingeweide. Von ihm gehen Fasern für das Herz ab, welche man gewöhnlich als Acceleratoren bezeichnet, die aber, da ihre Wirkung nicht bloß eine beschleunigende, sondern auch die Kontraktionskraft verstärkende und überhaupt eine die hemmenden oder inhibitorischen Vaguswirkungen verstärkende ist, besser als fördernde (Hoffmann) oder auch augmentatorische (Engelmann) Herznerven bezeichnet. Die präzellularen Fasern dieser Nerven enden im *Gangl. stellatum*; ihren Ursprung aus dem Rückenmark, wie den der anderen im *Gangl. stellatum* endenden Fasern gibt folgende Tabelle nach Langley an.

Ein Teil der Acceleratoren endet aber wahrscheinlich nicht in diesem Ganglion, sondern im *Gangl. cervic. inf.* Die postzellularen Fasern vom *Gangl. stellatum* bilden ein oder mehrere Fädchen, die eigentlichen sog. Acceleratoren, die zum Herzen ziehen; andere Fäden treten vom *Gangl. cervic. inf.* ab oder auch vom Verbindungszweige dieses Ganglions mit dem Vagus oder mit dem *Gangl. stellatum* (*Ansa Vieusennii*) ab. Es hat, wenn man die

---

[1]) Leçons sur l'appareil vaso-moteur **2**, 170, Paris 1875. — [2]) Pflügers Arch. **16**, 1; ebenda **16**, 43, 1877. — [3]) Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wiss., math.-phys. Kl., 1869, S. 195. — [4]) Ebenda 1870, S. 224. — [5]) Journ. of Physiol. **1**, 276, 1878. — [6]) Schäfers Textbook II, p. 639, 1900. — [7]) l. c.

Brustnerv	Herz-beschleunigung	Lungengefäße	Haare am unteren Hals und oberen Thorax	Drüsen u. Gefäße der vorderen Extremität
I	3			
II	6			
III	6	6		
IV	4	6		2
V	3	6	3	4
VI		3	6	5
VII		3	5	6
VIII			3	5
IX			1	4

Die Zahlen geben wieder annähernd die Stärke der Reizwirkung an.

vorliegenden Angaben hierauf überblickt, allen Anschein, als ob sowohl zwischen den verschiedenen Tierklassen, als auch zwischen den einzelnen Individuen nicht unerhebliche Variationen vorkommen. Im übrigen ist der genauere Verlauf der prä- und postzellularen Fasern und die Verknüpfung mit den Ganglien noch nicht hinreichend erforscht [1]).

Nach v. Bezold und Bever [2]) enthält auch der *N. vertebralis* beschleunigende Fasern. Auch im Vagus sind zuerst von Schiff [3]) und von Moleschott [4]) beschleunigende Herzfasern nachgewiesen. Ob sie regelmäßig bei den höheren Säugern vorkommen, ob sie, wie die hemmenden, aus dem Mittelhirn entspringen, oder ob sie als postzellulare Fasern aus dem *Gangl. cervic. sup.* hervorgehen und sich dem Vagus zumischen, oder wie sie sonst verlaufen, ist noch nicht aufgeklärt. Für den Halssympathicus hatte v. Bezold [5]) das Vorkommen accelerierender Fasern behauptet, doch ist das von anderer Seite nicht bestätigt worden, wenigstens nicht als regelmäßiger Befund. Möglicherweise sind dies Fasern, welche der Vagus von den in ihm enthaltenen Acceleratoren an den Sympathicus abgibt. Für den Menschen haben Wertheimer und Gaudier die Existenz accelerierender Fasern im Halssympathicus auf Grund eines Versuches bestritten [6]).

Für die Lunge soll der Brustsympathicus gefäßverengende Nerven führen. Sie entspringen nach Bradford und Dean [7]), deren Angaben die obige Tabelle enthält, vom dritten bis siebenten Brustnerven inkl. Doch bezweifeln Tigerstedt [8]) und Knoll [9]) ihre Existenz. Schon Openchowski [10]) hat darauf hingewiesen, daß bei einer Nervenreizung der Druck in der Lungenarterie schwanken kann, ohne daß dies auf einer Erregung etwaiger Vasomotoren zu beruhen braucht. Offenbar wird nämlich ein solcher Druckanstieg zu Stande kommen, wenn der Abfluß des linken Herzens erschwert ist, oder wenn eine größere Blutmenge in die untere Hohlvene von der Leber oder

[1]) Eine Darstellung des makroskopischen Verlaufs der Acceleratoren gibt Schuhmacher, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. **111** (3), 1902. — [2]) Unters. aus d. physiol. Labor. Würzburg **2**, 235 (1867). — [3]) Arch. f. physiol. Heilk. **8**, 209, 1849; Unters. z. Naturlehre **10**, 98, 1866; **11**, 236, 1873. — [4]) Moleschott, Unters. z. Naturlehre **7**, 401, 1860; **8**, 52, 1861; **8**, 572, 601, 1862. — [5]) Unters. über d. Innervation d. Herzens **1**, 87, 1863. — [6]) Compt. rend. Soc. de Biol. 1901, p. 137. — [7]) Proceed. of Roy. Soc. **45**, 369, 1889. — [8]) Physiol. des Kreislaufs, Leipzig 1893, S. 491; vgl. auch: Der kleine Kreislauf, in Ergebnissen d. Physiol. **2** (2), 528, 1903. — [9]) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, **99** (3), 11, 1890. — [10]) Pflügers Arch. **27**, 233, 1882.

den Darmgefäßen her fließt. Bradford und Dean glauben aber auch in neueren Versuchen [1]) durch Reizung sympathischer Nerven, die direkt zur Lunge gehen, sichere vasomotorische Effekte erzielt zu haben, was François-Franck [2]) bestätigt. Von anderer Seite [Cavazzani [3]) für den Hund, Henriques [4]) für Kaninchen, Hund] ist der Vagus als der Nerv angegeben, in dem gefäßverengernde und für die Katze (Henriques) gefäßerweiternde Nerven vorkommen. Allen diesen Angaben aber widerspricht die neueste Publikation: Brodie und Dixon [5]) sahen weder auf Reizung des Vagus, noch des Sympathicus irgend eine Wirkung auf die Lungengefäße; alle Tatsachen sprechen nach ihnen dagegen, daß die Lungengefäße Vasomotoren besitzen. Auch für die Bronchialmuskeln enthält der Brustsympathicus keine Fasern. Solche, und zwar constrictorische, wie dilatatorische, enthält nach Dixon und Brodie [6]) nur der Vagus.

Der **Plexus coeliacus** oder **solaris** umfaßt die prävertebralen Ganglien für die Baucheingeweide. Er vereinigt verschiedene paarige Ganglien zu einer mächtigen Gruppe (daher auch *Cerebrum abdominale* genannt), die bald mehr verschmolzen, bald deutlicher getrennt und besonders bezeichnet, durch Nervenzüge verbunden sind, und an die sich weiter peripheriewärts teils paarige, teils unpaarige Ganglien anschließen. Besonders tritt hervor, daß die einzelnen Knoten um die großen arteriellen Stämme angeordnet sind, wonach man sie als *Gangl. coeliacum, mesent. sup., renale, mesent. inf.* besonders bezeichnet hat. Die von diesen Ganglien ausgehenden postzellularen Fasern verlaufen hauptsächlich entlang den Arterien in die Peripherie und versorgen die zugehörigen Organe. Der *Plexus solaris* steht durch die *Nn. splanchnici* mit dem Grenzstrang und durch diesen mit dem Rückenmark in Verbindung; sie stellen also seine präzellularen Fasern dar. Man unterscheidet gewöhnlich jederseits einen *N. splanchnicus major* und *minor*, bisweilen kommt auch noch ein dritter Nerv vor. Die verschiedenen Bauchorgane sollen Fasern aus den beiderseitigen *Nn. splanchnici* empfangen, doch liegen noch keine eingehenden Untersuchungen darüber vor.

Vasomotorische Wirkung: Ludwig und Cyon zuerst und gleichzeitig v. Bezold und Bever hatten gezeigt, daß nach Durchschneidung der Splanchnici der Blutdruck erheblich (um 40 bis 60 mm Hg) sinkt, und daß Reizung des peripherischen Endes ihn zur alten Höhe und noch darüber hinaus ansteigen läßt. Damit war bewiesen, daß die Splanchnici vasoconstrictorische Fasern enthalten, und daß sie sich normalerweise in einem Tonus befinden. Dieser ist nach Asp [7]) beim Kaninchen größer als beim Hunde, da die Drucksenkung nach Durchschneidung der Splanchnici bei ersterem größer ist als bei letzterem. Die constrictorischen Fasern gehen zu den Gefäßen des Magens, des Darmes (doch sollen nach Arthaud und Butte [8]) die Magen- und Darmgefäße verengernde Fasern auch vom Vagus empfangen), der Nieren, der Leber, der Milz, des Pankreas. Durch dieses große Verbreitungsgebiet sind die *N. splanchnici* die mächtigsten und für die Regulation der

---

[1]) Journ. of Physiol. **16**, 34, 1894. — [2]) Arch. d. physiol. 1895, p. 744, 816; ebenda 1896, p. 178, 193. — [3]) Arch. ital. de biol. **16**, 32, 1891. — [4]) Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 229, 1892. — [5]) Journ. of Physiol. **30**, 476, 1904. — [6]) Journ. of Physiol. **29**, 97, 1903. — [7]) Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., math.-physikal. Klasse, 1867, S. 136, 148. — [8]) Du nerf pneumogastrique, Paris 1892, p. 55.

Blutverteilung und des Blutdruckes die wichtigsten Gefäßnerven. Über ein Drittel der gesamten Blutmenge soll nach Mall[1]) bei ihrer Reizung aus der Bauchhöhle verdrängt werden können. Gefäßerweiternde Fasern in den *Nn. splanchnici* sind von Bradford[2]) und gleichzeitig von Johansson[3]) gefunden worden.

Sekretorische Wirkung auf das Pankreas; sie wird an anderer Stelle besprochen, ebenso die

Visceromotorische Wirkung auf den Verdauungstractus. Auch auf die Milz hat der Splanchnicus nach Bulgak[4]) einen motorischen Effekt, und zwar nur der rechte; Schäfer und Moore[5]) aber fanden beide Splanchnici wirksam.

Erwähnt sei noch, daß die *Nn. splanchnici* bzw. der Grenzstrang zentripetale Fasern enthalten, die beim Frosch sehr leicht Herzhemmung bewirken (Goltz, 1862), was nach Bernstein nach Durchschneidung der Vagi ausbleibt. Ferner enthält der Splanchnicus zentripetale Fasern zum Atmungzentrum, die insofern eine spezifische Wirkung haben, als ihre Reizung, gerade wie die des *Laryng. sup.*, im Gegensatz zu allen übrigen sensiblen Nerven Inspirationshemmung macht.

Was den Ursprung der präzellularen vaso- und visceromotorischen Fasern aus dem Rückenmark angeht, so liegen darüber eine ganze Anzahl von Untersuchungen vor, doch stimmen die Ergebnisse in bezug auf die oberen und unteren Grenzen nicht ganz überein. Man kann sagen, daß sie entspringen vom 5. Brustnerv (möglicherweise auch vom 4., zweifelhaft, ob auch vom 3.) bis zum 3. Lumbalnerv bei der Katze und 2. Lumbalnerv beim Hunde. Fraglich ist, ob auch noch vom 3. und vom 4. Lumbalnerven beim Hunde Fasern für die Baucheingeweide abgehen; wenn sie vorhanden sind, können sie nach Langley nicht durch die *Nn. splanchnici* verlaufen[6]). Die Fasern enden der Mehrzahl nach in den Ganglien des *Plexus solaris*, von wo dann die postzellularen beginnen und mit den Gefäßen sich in die Peripherie verbreiten[7]).

Das **Ganglion mesentericum inf.** ist das prävertebrale Ganglion für die unteren Bauch- und die Beckeneingeweide; zu ihm treten als präzellulare Fasern besondere spinale Äste unterhalb der Splanchnici aus dem Grenzstrang. Wir treten hier in das Gebiet ein, das auch vom autonomen Sacralsystem versorgt wird. Das Ganglion, das jederseits aus einem oberen und einem unteren besteht, die alle durch Nervenfäden verbunden sind, umgibt die Wurzel der *A. mesent. inf.* und sendet als postzellulare Fasern aufsteigende Nerven ab teils zum *Colon descendens*, teils zum *Plexus solaris*, ferner die eigentlichen *Nn. colonici* zum Colon, die die *A. mesent.* begleiten, und schließlich nach abwärts jederseits einen, seltener zwei *Nn. hypogastrici*. Die motorische und inhibitorische Wirkung der Nerven auf das Colon wird an anderer Stelle besprochen. Hier sei angeführt, daß der Hypogastricus außerdem starke Blässe mit Kontraktion der Fallopischen Tuben und des Uterus (beim Männchen der entsprechenden Organe) hervorruft, ferner schwache Kontraktion der Blase, besonders im unteren (Cervical-) Teil in der Gegend der Einmündungstelle der Ureteren und des *Sphincter vesicae int.*, sehr schwache oder keine Kon-

---

[1]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, S. 409. — [2]) Journ. of Physiol. **10**, 390, 1889. — [3]) Bihang till k. sv. vet.-akad. handl. **16**, Afd. 4, Nr. 4, p. 37, 1890; cf. auch Laffont, Compt. rend. acad. scienc. **90**, 705, 1880. — [4]) Virchows Arch. **69**, 181, 1877. — [5]) Journ. of Physiol. **20**, 1, 1896. — [6]) Langley, ebenda **17**, 120, 1894. — [7]) cf. Langley, ebenda **20**, 223, 1896.

traktion der Blutgefäße der Blase, schwache Kontraktion und Blässe des *Sphinct. ani int.* und seiner Schleimhaut und der äußeren Geschlechtsorgane [1]).

Die präzellularen Fasern zum *Gangl. mesent. inf.* entspringen vom Rückenmark bei der Katze vom 1. bis 4. bzw. 5. Lumbalnerv, gelegentlich kommen einige Fasern auch von den unteren Brustnerven her. Beim Hunde sind die Ursprünge ein wenig höher, bei der Katze ein wenig tiefer. Von jedem einzelnen der Spinalnerven, die Fasern zum Ganglion schicken, können im allgemeinen sämtliche Wirkungen hervorgerufen werden, deren das Ganglion fähig ist. Die Wirkung der Spinalnerven einer Seite ist an der Blase ausgesprochen doppelseitig, ebenso an den äußeren Geschlechtsorganen, doch ist der gleichseitige Effekt stärker. Gering ist die gekreuzte Wirkung auf den Uterus.

Wie in den Ganglien des *Plexus solaris*, so endigen auch im *Gangl. mesent. inf.* die präzellularen Fasern der Mehrzahl nach. Doch können hier wie dort Abweichungen nach zwei Richtungen hin vorkommen. Es findet die Zellunterbrechung nicht in diesen Ganglien, sondern erst weiter peripherisch statt, erst in den am oder im Organ selbst liegenden Ganglien. So erklärt Langley, daß nach Durchschneidung der Lumbalnervenwurzeln doch degenerierte Fasern im Hypogastricus gefunden werden; es sind das eben noch präzellulare Fasern. Dasselbe kommt beim *Plexus coeliacus* vor; auch hier durchsetzen einige präzellulare Fasern das Ganglion und endigen erst weiter peripherisch, z. B. in Ganglienzellen des Pankreas. Zweitens kann die Zellunterbrechung schon vorher, schon im Grenzstrang selbst erfolgen. Daraus erklärt Langley, daß man trotz Nikotinvergiftung bei Reizung der Splanchnici eine schwache Blutdruckerhöhung (um 1 bis 2 mm) erhält. Es sind dann eben postzellulare Fasern gereizt worden. Jedenfalls können diese Abweichungen nur wenige Fasern betreffen. Die bisweilen nicht unbeträchtliche Anzahl markloser Fasern in den Splanchnici sind nach Langley der großen Mehrzahl nach präzellulare Fasern, die ihr Mark verloren haben.

Durchschneidungs- und Exstirpationsversuche im Bereiche der prävertebralen Ganglien.

Onuf und Collins [2]) sahen als Folgen der Entfernung des *Gangl. stellatum* (übrigens auch der unteren Teile des Brustsympathicus) einer Seite Anfälle von Niesen, Husten und Singultus, ferner nach Entfernung des *Gangl. stellatum* schleimig-eitrige Sekretion von der Nasen- und Bronchialschleimhaut auftreten. Daß hier Versuchsfehler vorliegen müssen, geht daraus hervor, daß Friedenthal [3]) beim Hunde nach beiderseitiger Entfernung des *Gangl. stellatum* und *Gangl. cervic. inf.* keinerlei derartige Störungen auftreten sah, und jüngst hat Anderson [4]) die Entfernung des *Gangl. stellatum* beiderseitig bei Kätzchen und Katzen beschrieben, wobei er ausdrücklich bemerkt, daß kein Zeichen von Atrophie oder Dystrophie in den Lungen oder in den von den Zweigen des Ganglions versorgten Hautgebieten vorhanden war. Die Tiere lebten mehrere Monate und verhielten sich ganz munter. Ebensowenig ist von diesem Forscher die andere Beobachtung von Onuf und Collins [5]) bestätigt worden, daß Entfernung des *Gangl. stellatum* Haarausfall am

---

[1]) cf. Langley and Anderson, Journ. of Physiol. **18**, 67, 1895 (unterer Abschnitt des Darmes); ebenda **19**, 71, 1895 (Blase), 86 (äußere Geschlechtsorgane), 122 (innere Geschlechtsorgane). — [2]) l. c. p. 79. — [3]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, S. 135. — [4]) Journ. of Physiol **31**, p. XXI. 1904. — [5]) l. c. p. 96.

Kopfe bewirkt. Daß nach Exstirpation des *Gangl. cervic. sup.* im Gegenteil ein besseres Wachstum der Haare auf der betreffenden Kopfhälfte festgestellt worden ist, war schon erwähnt. Anderson sah an den operierten Katzen nur einmal einen deutlichen Abfall der Herzfrequenz, in verschiedenen Fällen keine Änderung und nur bei einem Kätzchen den Herzschlag schneller und kräftiger werden. Bei diesem Tiere erwies sich später das Herz absolut und relativ schwerer als bei den Kontrolltieren; die Vorderpfote war im allgemeinen wärmer als die Hinterpfote; eine paralytische Schweißsekretion fand nicht statt, vielmehr blieb die Vorderpfote auch dann, wenn das Tier erwärmt wurde, trocken. Auch auf den Darmkanal sollte nach Onuf und Collins[1]) die Exstirpation des *Ganglion stellatum* (oder des untersten Teiles des Bruststranges) einen schädigenden Einfluß haben; doch erübrigt es sich darauf einzugehen, da weder Friedenthal noch Anderson etwas Ähnliches in ihren Versuchen sahen.

Da die Splanchnici eine so mächtige Rolle für die Blutverteilung spielen, so glaubte man — und Versuche schienen es zu bestätigen —, daß ihre doppelseitige Durchschneidung eine tödliche Wirkung habe, indem die Tiere sich gleichsam in die erweiterten Gefäße der Bauchhöhle verbluteten. Zweifellos ist dieser Eingriff zunächst ein schwerer, aber, wie wir sehen werden, tödlich ist er nicht. Ferner waren als Folgeerscheinungen der Durchschneidung der Splanchnici angegeben Hyperämie der Därme, Flüssigkeitsansammlung in ihrem Lumen und Auftreten von profusen Diarrhöen, Auftreten von Glycosurie, eine Angabe, die zwar von Eckhard widerlegt war, die aber immer wieder in der Literatur sich findet. Allen diesen Angaben stehen jetzt die Versuche von Vogt[2]) gegenüber, der an drei Kaninchen und drei Katzen die Splanchnici doppelseitig durchschnitt und keine Störungen von seiten des Darmes oder der Nieren auftreten sah. Über ähnliche Versuche mit gleichem Erfolge berichtet Popielski[3]). Ein Hund, dem beiderseits ein 2 cm langes Stück des Splanchnicus entfernt war, und zwei andere Hunde, denen der Grenzstrang in der Bauchhöhle vom Zwerchfell bis zum Kreuzbein exstirpiert war, zeigten keinerlei Störungen von seiten des Verdauungstractus und lebten monatelang bei vollem Wohlbefinden. In diesen Versuchen Vogts und Popielskis sind in bezug auf die Baucheingeweide die präzellularen Fasern durchschnitten, das heißt, die Verbindung des Rückenmarkes mit den prävertebralen Ganglien, von denen dann erst die postzellularen Fasern für die Eingeweide abgehen. Dasselbe Ziel war schon in umfangreicher Weise durch Goltz bei seinen Hunden mit verkürztem Rückenmark erreicht worden. Es hatte sich gezeigt, daß die vegetativen Funktionen sich allmählich wieder herstellten. Die Verdauung, die Nierenfunktion, die Harn- und Kotentleerung, beim weiblichen Tiere die Trächtigkeit, der Geburtsakt und das Säugegeschäft zeigten keine Störung.

Es fragt sich nun weiter, was denn die Durchschneidung der postzellularen Fasern oder, was denselben Erfolg hat, die Exstirpation des *Plexus coeliacus* für die Baucheingeweide für Folgen hat. Auch hierüber liegt aus neuester Zeit eine ausgedehnte Versuchsreihe vor. Popielski[4]) hat mit allen Hilfsmitteln der modernen Chirurgie an 22 Hunden die totale Exstirpation des *Plexus solaris* vorgenommen, so daß hier die Gefahr der Peritonitis, akuter sowohl wie chronischer, welche früher vielfach das Bild trübte, ausgeschlossen war. Die Tiere, die von einem Tage bis zu einem Jahre lebten, zeigten keine Depression des Allgemeinzustandes, die von anderen Autoren als Folgeerscheinung angegeben ist; sie waren während der ganzen Zeit ihrens Lebens wohl und munter, spielten, fraßen gut und erschienen sonst völlig normal. Doch trat bei aufmerksamer Beobachtung eine Reihe von Störungen von seiten des Darmtractus auf. Die Störungen waren: 1. flüssige Fäces, anfangs von blutiger und später von weißlicher oder grauweißlicher Farbe; 2. Fäces mit großen Fetzen desquamierten Darmepithels; 3. schon stinkende Fäces; 4. periodische Abwechslung von flüssigen und konsistenten Ausleerungen. Diese Schädigungen lassen sich zurückführen auf eine dauernde maximale Erweiterung der Gefäße, auf eine Störung der Funktion des Sphincter des *Ductus choledochus* und auf eine ge-

---

[1]) l. c. p. 65. — [2]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 399, dort auch Literatur über Durchschneidung der Splanchnici. — [3]) Ebenda 1903, S. 338. — [4]) l. c., dort auch Literatur über frühere derartige Versuche.

steigerte (d. h. Aufhebung der Hemmung der) Darmperistaltik. Da diese Ausfallserscheinungen nach Splanchnicusdurchschneidung nicht auftreten, so muß man, wenn die Beobachtungen Popielskis richtig sind, auch dem von ihm gezogenen Schluß beistimmen, daß der *Plexus coeliacus* den Sitz eines selbständigen vasomotorischen Zentrums und eines selbständigen Darmhemmungzentrums darstellt.

Was das *Ganglion mesent. inf.* angeht, so haben Versuche von Lewandowsky und P. Schultz[1]) gezeigt, daß weder Durchschneidung der prävertebralen Fasern, noch Exstirpartion des Ganglions oder Resektion der Hypogastrici, wenn hiermit nicht andere Eingriffe am Erigens (s. dort) kombiniert werden, dauernde Störungen für Blase und Mastdarm zur Folge hat, was neuerdings von Wlasow[2]) bestätigt ist.

Das autonome Mittelhirnsystem.

Die autonomen Fasern entspringen aus dem Mittelhirn im Gebiete der vorderen Vierhügel, treten im *N. oculomotorius* aus und endigen im *Gangl. ciliare*, das besonders bei der Katze nicht selten aus einem Haupt- und einem oder zwei accessorischen Ganglien besteht. Von hier beginnt der autonome Neuron, dessen markhaltiger Neurit in den kurzen Ciliarnerven zum Sphincter der Iris und zum Ciliarmuskel geht. Auch hier sollten mit den constrictorischen Nerven hemmende für den Gegenmuskel, den Dilatator, verbunden sein, was aber nicht bestätigt worden ist[3]).

Das autonome bulbäre System.

Als zweifellos sympathische Ganglien des Kopfes sind (außer dem *Gangl. ciliare*) ihrer Entwickelung und ihrem Bau nach zu betrachten: das *Gangl. spheno-palatinum, oticum, submaxillare* und *sublinguale.* Sie liegen auf der Bahn der Äste des Trigeminus, verbreiten sich mit den sensiblen Zweigen desselben und versorgen die ganze Schleimhaut und die Drüsen der Nase und des Mundes mit sekretorischen und vasodilatatorischen Fasern, wenn letztere auch nicht zu allen Teilen der Schleimhäute gehen, zu denen Trigeminusfasern ziehen. Genauer unterrichtet sind wir, dank besonders den Arbeiten Langleys, nur über die Verhältnisse beim *Ganglion submaxillare* und *sublinguale*[4]). Sie bilden, besonders das letztere, Gruppen von Ganglien, die sich, bis zu Komplexen von einzelnen Ganglienzellen herab, weit in das Drüsengewebe hinein erstrecken. Die präzellularen Fasern stammen aus dem Facialis und treten in der *Chorda tympani* vereinigt von ihm zum Lingualisast des Trigeminus hinüber und von diesem zu den Ganglienzellen an und in der Drüse, von denen dann die postzellularen sekretorischen Fasern abgehen. Außer den sekretorischen Fasern enthält die Chorda auch vasodilatatorische für die beiden Speicheldrüsen und den vorderen Teil der Zunge und den Boden der Mundhöhle. Die anderen beiden Ganglien liegen ebenfalls auf der Bahn von Trigeminusästen. Das *Gangl. oticum* steht mit dem *R. supramaxillaris*, das *Gangl. spheno-palatinum* mit dem *R. inframaxillaris* in Verbindung, doch sind wir hier über die Anordnung und Verknüpfung der Nervenfasern noch vielfach auf Vermutungen angewiesen. Höchst wahrscheinlich ist, daß der *N. facialis* präzellulare Fasern hauptsächlich zum *Gangl. spheno-palatinum*

---

[1]) Zentralbl. f. Physiol. 1903, Nr. 16. — [2]) Nach dem Referat im Zentralbl. f. Physiol. 1904, Nr. 24, S. 776. — [3]) cf. Langley and Anderson, Journ. of Physiol. **13**, 460, 1892; ebenda **17**, 184, 1894. Anderson, ebenda **30**, 15, 1904; ebenda p. 290. — [4]) Ebenda **11**, 123, 1890.

(N. petrosus superfic. major) und der Glossopharyngeus präzellulare Fasern hauptsächlich zum *Gangl. oticum (N. petrosus superfic. minor)* sendet. Die postzellularen Fasern des *Gangl. spheno-palatinum* sind sekretorische und vasodilatatorische; nach dem Verbreitungsbezirk der entsprechenden Trigeminusäste sollte man schließen, daß sie versorgen die Schleimhaut der Nase, des weichen Gaumens, der Tonsillen, der Uvula, des Daches der Mundhöhle, der Oberlippe, des Zahnfleisches und der oberen Teile des Pharynx. Das *Ganglion oticum* sendet höchst wahrscheinlich postzellulare sekretorische und vasodilatatorische Fasern zur Schleimhaut der Unterlippe, der Wangen, des Gaumens, zur *Parotis* (diese Fasern gehen mit dem *N. auriculo-temporalis* zur Drüse) und zu den Orbitaldrüsen. Für das hintere Drittel der Zunge, das sensible Fasern nicht vom Trigeminus, sondern vom Glossopharyngeus erhält, soll nach Vulpian[1]) der letztere auch gefäßerweiternde Fasern abgeben, ferner auch für die vorderen Gaumenbögen und die Tonsillen. Sie sollen direkt im Stamm dieses Nerven zu den peripherischen Gebilden verlaufen.

Die oben genannten autonomen Fasern, die von den Ganglien abtreten, benutzen nur die Bahn des Trigeminus, um zu den Organen zu gelangen. Ob dem Trigeminus selbst autonome Fasern zukommen, ist zweifelhaft. Daß er sekretorische Fasern enthalte, wird nicht mehr angenommen, ebenso ist die Ansicht verlassen, daß er constrictorische Fasern für die Iris enthält, wenigstens nicht bei Hund und Katze. Nach Jolyet und Laffont[2]) enthält er eigene gefäßerweiternde Nerven, derselben Ansicht ist Vulpian[3]), denn er erhielt Gefäßerweiterung bei Reizung des Trigeminus zentral vom *Gangl. Gasseri.* Dies bedarf noch der Aufklärung.

Erinnert sei noch daran, daß der Halssympathicus vom *Gangl. cervic. supr.* mit der *Carotis ext.* vasoconstrictorische und sekretorische Fasern in diese Gebiete schickt.

Aus der *Medulla oblongata* treten ferner autonome Fasern, die in der Bahn des Vagus zu den Eingeweiden verlaufen. Das sind hemmende (und vielleicht auch beschleunigende) für das Herz, verengernde und erweiternde für die Bronchialmuskeln, motorische für den Ösophagus, motorische (und hemmende) für den Magen und Darm und sekretorische für Magen und Pankreas (das Nähere siehe in den Kapiteln über die betreffenden Organe). Diese Fasern im Vagus sind präzellulare; denn Injektion von Nikotin bei Kaninchen und Katze hebt die Reizwirkung des Vagus am Halse und in der Nähe der Organe auf; den gleichen Erfolg hat Durchschneidung und Degeneration der Vaguswurzeln. Für das Herz enden die Fasern nach Langley[4]) um die hier befindlichen Ganglienzellen, die er als autonome ansieht, und deren Neurite als postzellulare Hemmungsfasern zu den Muskelfasern ziehen; ebenso finden sich auf der Bahn der Bronchialmuskelfasern in den Lungen Ganglienzellen. Unsicher ist, wo und wie die Vagusfasern für den Verdauungstractus endigen. Zwar finden sich in der äußeren Wand des Ösophagus und des Magens kleine Gruppen von Ganglienzellen, aber ob mit ihnen die Vagusfasern in Verbindung treten, ist nicht bekannt. In der Wand des ganzen Darmtractus breiten sich die Geflechte des Auerbachschen und des Meißnerschen Plexus aus. Diese hält Langley für ein eigenes Nervensystem (Enteric System[5]), das sich von

---

[1]) Compt. rend. Acad. d. sciences **80**, 330, 1875; **101**, 853, 1883. — [2]) Ebenda **89**, 1038, 1879. — [3]) Ebenda **101**, 982, 1885. — [4]) Langley und Dickinson, Journ. of Physiol. **11**, 265, 509, 1890; Langley, ebenda **11**, 123; derselbe und Anderson, ebenda **13** usw. — [5]) Ebenda **19**, 73, 1895; ebenda **17**, 314, 1894.

den anderen autonomen Systemen unterscheidet. Sollten etwa mit ihnen die Darm-Vagusfasern in Verbindung treten, so können sie aus bestimmten Gründen nicht präzellulare Fasern im Langleyschen Sinne sein; sie müßten dann wieder als eine eigene Klasse von Nerven angesehen werden.

Daß die doppelseitige Vagusdurchschneidung auch für erwachsene Hunde leicht tödlich ist, und wie diese Gefahr nach Pawlow vermieden werden kann, wird an anderer Stelle besprochen werden. Friedenthal[1]) hat jüngst die Durchschneidung beider Vagi unterhalb des Zwerchfelles kombiniert mit der Durchschneidung beider Splanchnici. Daran schloß sich später noch die Exstirpation des Rückenmarkes vom fünften Brustwirbel an, um sicher jede Verbindung der Baucheingeweide mit dem Zentralnervensystem aufzuheben, ohne das sympathische System in der Bauchhöhle zu schädigen. Es waren also bei diesem Hunde sämtliche präzellularen Fasern der Baucheingeweide ausgeschaltet, nur die sympathischen Neuronen waren erhalten. Der Hund zeigte keine besonderen Störungen, er war lebhaft und munter, selbst nach Herausnahme des Rückenmarkes; Stoffwechsel, Verdauung und andere Funktionen zeigten keine größeren Abweichungen von der Norm.

Das autonome sacrale System[2]).

Dieses System entspringt aus dem Sacralteil des Rückenmarkes; die Fasern treten bei der Katze im allgemeinen durch den 2. und 3. Sacralnerven aus, sehr wenige durch den 1., beim Kaninchen durch den 3. und 4. Sacralnerv, beim Menschen[3]) durch den 3. hauptsächlich, gewöhnlich auch durch den 2. und 3.; die Fasern verlaufen dann im *N. erigens.* Die hier vorliegenden Verhältnisse sind eingehend durch Langley und Anderson erforscht. Reizung des *N. erigens* bewirkt: starke Kontraktion der Blase, aber nicht merklich ihrer Gefäße, Kontraktion der längsgestreiften Muskeln des *Colon descendens,* des Rectum und Anus; Erweiterung der Gefäße in der Schleimhaut des Rectum, des Anus und der äußeren Geschlechtsorgane, Hemmung der längsgestreiften Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane; besonders des *Retractor penis* beim Hunde, beim Kaninchen deutliche Hemmung des *Sphincter ani int.* und einiger längsgestreifter Muskeln in der Haut der Anogenitalgegend. Keine motorischen Fasern gibt das sacrale System ab nach Langley und Anderson zu den inneren Geschlechtsorganen, insbesondere nicht, wie von anderer Seite behauptet worden ist, für den Uterus. Die präzellularen, meist schmalen markhaltigen Fasern des Erigens lösen sich im *Plexus hypogastricus* in ein dichtes Geflecht auf, in das zahlreiche Ganglien eingestreut sind. Sie sind in Gruppen in der Nähe der Organe angeordnet, für welche sie postzellulare Fasern abgeben. Nikotininjektion hebt die Reizwirkung des Erigens auf, während bei Reizung der postzellularen Fasern die gewöhnlichen Wirkungen wieder auftreten.

Nach v. Zeissl[4]) sollte der Erigens motorische Fasern für den Detrusor und Hemmungsfasern für den Sphincter enthalten und umgekehrt der Hypogastricus

[1]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904, S. 579. — [2]) Langley und Anderson, Journ. of Physiol. **18**, 67, 1895; ebenda **19**, 72, 122, 1895; ebenda **20**, 372, 1896. Stewart, Americ. Journ. of Physiol. **2**, 182; **3**, 1, 1899. — [3]) Harman, Journ. of Anat. and Physiol. **23**, 386, 1899. — [4]) Pflügers Arch. **53**, 560, 1893. cf. Hanč, ebenda **73**, 453, 1899.

motorische Fasern für den Sphincter und hemmende Fasern für den Detrusor. Es sollte sich damit auch hier das Gesetz der gekreuzten Innervation bewähren, in das von Basch die ähnlichen Beobachtungen Fellners am Rectum zusammengefaßt hat.

Wie aber dies Gesetz für den Darm sich nicht bestätigt hat, so auch nicht für die Blase. Stewart[1]) sah den Hypogastricus und ebenso den Erigens auf beide Muskelschichten der Blase wirken, der Hypogastricus sollte hemmende Fasern enthalten. Rehfisch[2]) hat in eingehenden Versuchen unter Leitung von P. Schultz eine hemmende Wirkung für keinen der beiden Nerven auf einen Teil der Blasenmuskulatur feststellen können. Fagge[3]) hat durch Reizversuche nachgewiesen, was übrigens schon aus der von Kalischer[4]) angegebenen Anordnung der Blasenmuskulatur folgt, daß der Hypogastricus nicht nur den Sphincter, sondern zum Teil auch den Detrusor, und der Erigens nicht nur den Detrusor, sondern zum Teil auch den Sphincter motorisch innerviert. Auch Wlassow[5]) konnte weder vom Erigens noch vom Hypogastricus eine hemmende Wirkung erhalten.

Durchschneidung der Blasennerven, wonach die Tiere längere Zeit am Leben blieben, haben Lewandowsky und P. Schultz[6]) vorgenommen. Es ergab sich, daß die Innervation durch den Erigens ausreicht, um normalen oder nahezu normalen Blasenschluß zu erhalten. Durchschneidung eines Nervenpaares hat keine merkbaren schädlichen Folgen. Durchschneidung aller vier Nerven ruft beim männlichen Hunde schwere Störungen von seiten der Blase und des Mastdarmes hervor. Letztere bestehen in einer Lähmung des Mastdarmes und in einem Kotdrang allerhöchsten Grades; erst nach einigen Wochen gehen diese Erscheinungen zurück, und es stellt sich normale Kotentleerung her. Die Störungen von seiten der Blase bestehen in einer echten Inkontinenz, in einem tropfenweisen Abträufeln des Harns. Alle diese Erscheinungen treten ein, gleichgültig, ob man die präzellularen Fasern (Nerven zum *Gangl. mesent. inf.* und *Nn. erigentes*) oder die postzellularen (*Nn. hypogastrici* und die vom *Plexus hypogastricus* abtretenden Fäden) durchschnitten hat. Die Verff. glauben danach den sympathischen Ganglien vorläufig eine Bedeutung für die Regelung der Blasenfunktion nicht zumessen zu können. Zu etwas abweichenden Resultaten, soweit sich das aus einem Referat entnehmen läßt, scheint neuerdings Wlassow gekommen zu sein.

Kritischer Rückblick.

Überblickt man die vorliegenden Ergebnisse, so muß man zugeben, daß in der Innervation der autonomen Gewebe eine große Übereinstimmung in der Anordnung der Ganglienzellen und Nervenfasern hervortritt, und daß es gerechtfertigt ist, die verschiedenen Systeme unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen und einem einheitlichen Schema einzuordnen. Langley hat ferner darauf aufmerksam gemacht, daß die Wirkung des cranialen und des sacralen Systems eine mehr regionäre ist. Das bulbäre, kann man im allgemeinen sagen, versorgt den vorderen Teil des Verdauungstractus vom Mund bis zum *Colon descendens* mit den zugehörigen Organen und Hohlräumen; dabei nimmt die Stärke der Innervation immer mehr gegen das hintere Ende ab. Das sacrale System versorgt den hinteren Teil des Verdauungstractus vom Anus bis zum *Colon descendens*, dazu Blase und äußere Geschlechtsorgane; dabei nimmt die Stärke der Innervation gegen das vordere Ende immer mehr ab. Das sympathische System greift hingegen auch in diese Gebiete über und versorgt also den ganzen Körper. Dies bezieht sich besonders auf die Gebilde

[1]) l. c. 2, 182. — [2]) Virchows Arch. **161**, 529, 1900. — [3]) Journ. of. Physiol. **28**, 304, 1902. — [4]) Die Urogenitalmuskulatur des Dammes. Berlin 1900. — [5]) Referat im Zentralbl. f. Physiol. 1904, Nr. 24, S. 776. — [6]) l. c.

der Haut, die anderen Systeme versorgen die Haut nur, soweit sie den versorgten Schleimhautöffnungen benachbart ist.

Weiter aber zeigt sich, daß, so sehr das eingangs aufgestellte Schema im allgemeinen Gültigkeit hat, seine Bündigkeit im einzelnen doch sehr ungleich ist. Am besten durchgeführt ist es für das sympathische System, am wenigsten für das bulbäre. Die Verhältnisse in letzterem bereiten sogar einige nicht unbedenkliche Schwierigkeiten. Die Ganglien des Herzens sind nach obigem Schema autonome, die auf der Bahn der Hemmungsfasern des Vagus liegen. Doch ist dies durchaus nicht allgemein angenommen; nicht wenige Forscher halten sie für excitomotorische, einige für sensible Ganglien; gerade hierüber herrscht noch gegenwärtig lebhafter Streit. Völlig ungewiß ist bis jetzt die Endigungsweise der Vagusfasern für den Darm, völlig ungewiß die Verbindung des Auerbachschen und Meißnerschen Plexus mit dem Zentralnervensystem. Es gibt Tatsachen, welche dagegen sprechen, daß diese beiden Plexus, wenn man obiges Schema zugrunde legt, zum sympathischen und zum sacralen System gehören, weswegen sie auch Langley, wie erwähnt, für ein besonderes System anspricht.

Es war gesagt worden, daß alle zentrifugalen Eingeweidenerven vom Rückenmark durch die vorderen Wurzeln treten. Steinach und Wiener[1]) aber haben beim Frosch bei Reizung der hinteren Wurzeln motorische Wirkung auf den Darm gesehen, und Steinach[2]) hat diesen Befund auch gegen Horton Smith[3]) aufrecht erhalten. Ferner kann jetzt dank den Arbeiten von Bayliss[4]) die zuerst von Stricker[5]) gemachte Entdeckung als gesichert gelten, daß beim Hunde bei Reizung der hinteren Wurzeln gewisser Spinalnerven Gefäßerweiterung an der Hinterpfote eintritt. Bayliss hat auch nachgewiesen, daß es zentripetale (sensible) Fasern sein müssen, die diese Leistung übernehmen, und er nimmt an, daß in diesem Falle ein rückläufiger (antidromic) Impuls diese Fasern entlang zu den Geweben läuft. Diese Erscheinungen sind nicht auf die Hinterpfote des Hundes beschränkt, sie finden sich an der Vorderpfote, ferner bei der Katze und ebenso für die Erweiterung der Gefäße des Darmes. Bayliss ist daher geneigt, die rückläufige Erregung zu einem Gewebe als eine allgemeine Fähigkeit den zentripetalen Fasern zuzuschreiben.

Über die funktionelle Bedeutung der Ganglien s. u.

Kommissurenfasern.

Die Ganglien des Grenzstranges sind nicht, wie man früher wohl annahm, durch Kommissurenfasern miteinander verbunden, die Erregung kann nicht von einem Ganglion auf das andere übertragen werden. Das hat Langley für viele Ganglien direkt nachgewiesen[6]). Reizt man nämlich bei der Katze das zentrale Ende des durchschnittenen Halssympathicus, so erhält man keine der Wirkungen auf die Vorderpfote und auf die Haut des Nackens, welche vom *Gangl. stellatum* aus erzielt werden. Das *Gangl. cervic. inf.* ist durch die *Ansa Vieusennii* mit dem *Gangl. stellatum* verbunden. Reizt man das

---

[1]) Pflügers Arch. **60**, 593, 1895. — [2]) Ebenda **71**, 533, 1898. — [3]) Journ. of Physiol. **21**, 101, 1897. — [4]) Ebenda **24**, XIII, 1899; ebenda **26**, 173, 1901; ebenda **28**, 276, 1902. — [5]) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. **74**, III, 1876; Med. Jahrb., Wien, 1878, S. 409. — [6]) Journ. of Physiol. **25**, 468, 1900.

zentrale Ende der durchschnittenen Ansa, so erhält man keine Wirkungen auf die Vorderpfote und auf den Nacken. Also gehen weder vom *Gangl. cervic. sup.* noch *inf.* Kommissurenfasern zum *Gangl. stellatum.* Ebensowenig bringt Reizung des Brustteiles des Grenzstranges Wirkung auf den Lendenteil hervor und umgekehrt; auch zwischen den vertebralen und prävertebralen Ganglien lassen sich keine Kommissurenfasern nachweisen. Weiter aber hat Langley[1]) auch den Nachweis geführt, daß zwischen den Nervenzellen derselben Funktion in demselben Ganglion keine Kommissurenfasern bestehen. Gewisse präzellulare Fasern erregen in einem Ganglion nur einige Zellen einer bestimmten Funktion, während sie an anderen Zellen derselben Funktion vorbeiziehen; keine Verstärkung des Reizes der präzellularen Fasern kann auch diese Zellen mit erregen, so daß keine Irradiation von den ursprünglich erregten Zellen ausgeht. Dennoch schienen für die Zellen der pupillenerweiternden Fasern im *Gangl. cervic. sup.* solche Kommissurenfasern zu bestehen. Denn, worauf Hoffmann[2]) hinwies, selbst schwache Reizung einiger Wurzelfäden des ersten oder zweiten Brustnerven bewirkt schon eine allgemeine Pupillenerweiterung. Aber Langley zeigte, daß man einerseits solche allgemeine Pupillenerweiterung auch dann erhält, wenn man eine geringe Anzahl postzellularer Fasern dicht hinter dem Ganglion reizt, und andererseits erhält man bisweilen bei hinreichend schwacher Reizung einiger Wurzelfäden im Rückenmark nur eine starke lokale Erweiterung. Langley nimmt an, daß die allgemeine Erweiterung bei Reizung von Wurzelfäden oder von postzellularen Fasern darauf beruht, daß die postzellularen Fasern bald nach dem Austritt aus dem Ganglion „präterminale Plexus" bilden, deren Aufgabe es ist, die Impulse selbst weniger präzellularer Fasern vom Ganglion aus auf einen weiten Bezirk des Gewebes zu verbreiten. Solche Plexus sollen sich auch an den anderen sympathischen und autonomen Ganglien finden.

Degeneration und Regeneration.

Die Degenerationsvorgänge an markhaltigen sympathischen Fasern verlaufen, soweit bekannt, in derselben gesetzmäßigen Weise wie an anderen markhaltigen Fasern. Im allgemeinen ist bei Hund, Katze, Kaninchen die Reizbarkeit am 4. bis 5. Tage erloschen; doch sind einige auffallende Beispiele von spätem Verlust der Erregbarkeit berichtet: Schiff[3]) fand die Acceleratoren im Vagus noch am 5., 7. und sogar 11. Tage erregbar; Arloing[4]) beim Hunde dieselben Fasern noch am 5. Tage; derselbe Forscher sah beim Esel die Reizung der Acceleratoren im Vagus noch am 8. Tage und die der motorischen Fasern für den Ösophagus noch am 13. Tage wirksam; nach Dziedziul[5]) büßte der Erigens erst am 9. Tage nach der Durchschneidung seine Erregbarkeit ein. In bezug auf die Degeneration postzellularer Fasern sei erwähnt, daß Tuckett[6]) zwei Tage nach Durchschneidung der vorderen Bündel des *Gangl. cervic. sup.* die Erregbarkeit erloschen fand.

---

[1]) Journ of Physiol. **31**, 244, 1904. — [2]) Schmidts Jahrb. d. ges. Med. **281**, 113, 1904. — [3]) Pflügers Arch. **7**, 19, 1886. — [4]) Arch. de physiol. norm. et pathol. 1896, p. 75. — [5]) Referat in Hermann-Schwalbes Jahresber. **2**, 70, 1880. — [6]) Journ. of Physiol. **19**, 294 ff., 1896.

Die Regeneration durchschnittener präzellularer Fasern scheint unter Umständen sehr schnell vor sich gehen zu können. So sah Langley[1]) bei der Katze Rückkehr aller Funktionen des Halssympathicus, wenn auch nicht in vollem Umfange, schon 24 Tage nach der Durchschneidung eintreten. In diesem Falle waren die regenerierten Fasern marklos, so daß also die Wiederherstellung der Funktion der Markbildung vorhergeht. Am Vagus des Kaninchens fand Tuckett[2]) drei Jahre nach der Durchschneidung die Hemmungswirkung auf das Herz und die motorische Wirkung auf den unteren Ösophagus und den Magen wieder hergestellt, aber die Wirkungen waren schwächer als normal.

Die Versuche über die Regeneration des Halssympathicus haben einige sehr interessante Tatsachen ergeben. Wie oben gezeigt, innervieren die ersten sieben Thoracalnerven gruppenweise verschiedene Gebilde des Kopfes, so daß die oberen zu ganz anderen Gebilden gehen als die unteren. In der Mehrzahl der Fälle findet man nach der Regeneration jeden Nerven dieselben Wirkungen ausüben wie vorher; Nikotin hebt diese Wirkung auf. Es müssen also die Nerven mit den ähnlichen oder sogar mit denselben Zellen sich verbunden haben wie vorher. Dasselbe tritt ein, wenn man einen regenerierten Nerv zum zweiten Male durchschneidet. Es kommt aber auch vor, daß die Verbindung nicht in normaler Weise eintritt, daß man z. B. von dem 4. und 5. Brustnerven Pupillenerweiterung erhält und von dem 1. und 2. Erektion der Haare[3]).

Über die Regeneration postzellularer Fasern liegen nur wenige Versuche vor. Tuckett[4]) fand beim Kaninchen die vorderen Bündel des *Gangl. cervic. sup.* 259 Tage nach der Durchschneidung, Langley[5]) bei der Katze dieselben Fasern nach 19 Wochen regeneriert. In dem letzteren Versuche ergab auf der operierten Seite Reizung der 6, statt der 3 obersten Brustnerven Pupillenerweiterung. Das weist darauf hin, daß zwischen den verschiedenen Nervenfasern (vasomotorischen, pilomotorischen, pupillodilatatorischen) kein Unterschied besteht, sondern daß es darauf ankommt, mit welchen Geweben in der Peripherie die postzellularen Fasern verbunden sind.

Es wurden dann Versuche angestellt, um präzellulare Fasern verschiedener Art miteinander zu vereinigen. So vernähte Langley[6]) das zentrale Vagusende mit dem peripherischen Halssympathicus. Nach 38 bis 123 Tagen ergab Reizung des Vagus die gewöhnlichen Wirkungen des Halssympathicus, Nikotin hob sie auf; es hatten sich also die Vagusfasern mit den Zellen des *Gangl. cervic. sup.* verbunden. Durch Reizung des *Laryngeus sup.* konnten sogar Reflexe auf den Halssympathicus ausgelöst werden. Auch waren Anzeichen vorhanden, daß der Vagus den zentralen Tonus des Halssympathicus übernommen hatte. Ferner glückte die Vereinigung des zentralen Lingualis mit dem peripherischen Halssympathicus, wonach die gefäßerweiternden Fasern der Chorda gefäßverengernde Wirkung ausübten. Auch der umgekehrte Versuch ist Langley und Anderson[7]) gelungen, Vernähung des zentralen Sympathicus mit dem peripherischen Ende der Chorda, wonach die vasoconstrictorischen Fasern des Sympathicus vasodilatatorische Funktion auf die Submaxillaris ausübten.

---

[1]) Journal of Physiol. **22**, 228, 1897. — [2]) Ebenda **25**, 303, 1900. — [3]) Langley, Journ. of Physiol. **18**, 280, 1895. — [4]) Ebenda **19**, 297, 1896. — [5]) Ebenda **22**, 215, 1897. — [6]) Ebenda **23**, 240, 1898. — [7]) Proc. Roy. Soc. **73**, 489, 99, 1904.

Eine zweite Gruppe von Versuchen betrifft die Vereinigung des zentralen Halssympathicus mit peripherischen Nerven, die zu quergestreiften Muskeln gehen. So gelang Mislawski[1]) die Vereinigung mit dem peripherischen Recurrens in 82 Tagen. Reizung des Halssympathicus ergab Bewegung des gleichseitigen Stimmbandes, die auch reflektorisch erfolgte. Langley[2]) hat diese Versuche bestätigt; ihm gelang ferner die Vereinigung mit dem peripherischen Phrenicus und dem peripherischen Accessorius, so daß Reizung des Halssympathicus Kontraktion des Zwerchfells, im anderen Falle des Sternocleidomastoideus ergab.

Ein anderer Versuch betraf die Vereinigung des zentralen Endes des fünften Cervicalnerven, der quergestreifte Muskeln versorgt, mit dem peripherischen Halssympathicus. Nach 180 Tagen fanden Langley und Anderson[3]) auf Reizung der Cervicalnerven die gewöhnlichen Sympathicuseffekte (nur die Pupillenerweiterung war minimal); Nikotin hob die Wirkung auf.

Für die Möglichkeit der Vereinigung verschiedener postzellularer Fasern scheint ein Versuch von Langley und Anderson[4]) zu sprechen. Der Halssympathicus wurde peripherisch vom *Gangl. cervic. sup.* durchschnitten und das Ganglion mit dem peripherischen Teile des dicht am Schädel durchschnittenen Hypoglossus vereinigt. Bei Reizung des Halssympathicus ergab sich keine Wirkung auf die Zungenmuskeln, wohl aber Gefäßwirkung, Erblassen des hinteren Zungenabschnittes.

Schließlich ist die Frage geprüft worden, ob präzellulare Fasern sich mit postzellularen vereinigen und direkt mit den Geweben in Verbindung treten können. Langendorff[5]) sah bei zwei Katzen etwa $3^1/_2$ Monate nach Exstirpation des obersten Halsganglions Wiederherstellung der typischen Sympathicuswirkungen auf das Auge. J. Munk und Lewandowsky[6]) konnten in ähnlichen (im einzelnen unveröffentlicht gebliebenen) Versuchen eine Wiederherstellung nicht konstatieren; ebensowenig gelang dies Langley[7]). Auch in weiteren von Langley mit Anderson[8]) unternommenen Experimenten am *Gangl. cervic. sup.*, am *Gangl. ciliare* und *Gangl. stellatum* war das Ergebnis negativ.

Schließlich wurden Versuche angestellt, ob zentripetale Nerven sich mit präzellularen Fasern vereinigen können. Langley und Anderson durchschnitten den Vagus oberhalb des *Gangl. trunci*, das ein aberrierendes Spinalganglion darstellt, und vernähten dieses Stück mit dem *Gangl. cervic. sup.* vom Sympathicus. 138 Tage später zeigte die Reizung des Vagus keine der Wirkungen des Sympathicus. Gleichfalls negativ fiel auch die Vereinigung des unteren Endes des *N. auricularis magnus* mit dem peripherischen Halssympathicus aus.

Auf Grund aller dieser Ergebnisse teilen Langley und Anderson[9]) die Nerven in bezug auf die Regeneration in drei Klassen: 1. zentrifugale Fasern vom Zentralnervensystem (zu den quergestreiften Muskeln und autonome präzellulare); 2. zentrifugale Fasern von autonomen Ganglien (postzellulare); 3. zentripetale Fasern. Zwischen diesen drei Klassen ist eine funktionelle Vereinigung unmöglich, innerhalb einer jeden kann sie erzielt werden.

---

[1]) Compt. rend. Soc. de biol. **54**, 841, 1903. — [2]) Journ. of Physiol. **31**, 365, 1904. — [3]) Ebenda **30**, 439, 1904. — [4]) Ebenda **31**, 365, 1904. — [5]) Zentralbl. f. Physiol. 1901, S. 483. — [6]) Ebenda 1903, S. 433. — [7]) Journ. of Physiol. **25**, 417, 1900. — [8]) Ebenda **31**, 365, 1904. — [9]) l. c.

Die funktionelle Bedeutung der autonomen Ganglien. Reflexe.

Hier muß zunächst bemerkt werden, daß die Ganglien, wenn die präzellularen Fasern durchschnitten, also alle Verbindungen mit dem Zentralnervensystem gelöst sind, doch noch lange Zeit, sogar jahrelang ihre Funktion bewahren.

Interessant ist die Beobachtung Andersons[1]), daß bei jungen Tieren die Durchschneidung des Halssympathicus die Entwickelung des *Gangl. cervic. sup.* nicht hindert, wohl aber die des zentralen Endes der durchschnittenen Nerven; die Durchschneidung der postzellularen Fasern hemmt aber nicht bloß die Entwickelung des Ganglions, sondern auch die des Halssympathicus. Bei erwachsenen Tieren glaubt Levinsohn nach Durchschneidung des Halssympathicus Veränderungen in den Zellen der unteren Abschnitte des *Gangl. cervic. sup.* beobachtet zu haben.

Es fragt sich nun, ob die Ganglien auch selbständig Impulse abgeben, einen tonischen Einfluß auf die zugehörigen Gewebe ausüben können. Ein solcher Einfluß wurde behauptet, da nach Exstirpation des *Gangl. cervic. sup.*, an dem die frühesten und zahlreichsten Versuche über diese Frage angestellt sind, die Pupillenverengerung größer ist als nach bloßer Durchschneidung des Halssympathicus [Budge[2]), Braunstein[3]), Langendorff[4])]; von anderer Seite wurde aber bezweifelt, daß das immer der Fall ist. Ebenso wurde von François-Franck und von Jegorow[5]) behauptet, daß nach Durchschneidung der kurzen Ciliarnerven bzw. nach Exstirpation des *Gangl. ciliare* die Pupillenerweiterung größer ist als nach Durchschneidung des Oculomotorius. Zu entgegengesetztem Resultat kam P. Schultz[6]); bei reizloser Ausschaltung der Nerven konnte er weder am *Gangl. ciliare*, noch am *Gangl. cervic. sup.* einen Tonus feststellen.

Wenn bei demselben Tiere die Pupille auf der Seite, auf der das *Gangl. cervic. sup.* entfernt ist, in der Norm enger ist als auf der anderen Seite, auf der der Halssympathicus durchschnitten ist, so dreht sich dies Verhältnis in der Narkose, in der Dyspnoe und nach dem Tode um, „paradoxe Pupillenerweiterung". Über die Ursache dieser von Langendorff so genannten Erscheinung hat sich in neuester Zeit eine lebhafte Diskussion erhoben, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Auch für die *Membrana nictitans*, für den Retraktor des Auges und für die Muskeln der Augenlider sind paradoxe Wirkungen beschrieben worden[7]).

Auch für andere autonome Ganglien ist eine tonische Wirkung behauptet worden, läßt sich aber noch weniger aufrecht erhalten. Das schließt natürlich nicht aus, daß die Ganglien unter besonderen Verhältnissen durch lokale Einflüsse gereizt werden und Impulse zu den Geweben abgeben. So erklärt Langley die paralytische Speichelsekretion nach Durchschneidung der Chorda durch eine dauernde Erregung des Submaxillarganglions. Auch die oben beschriebenen

[1]) Journal of Physiol. **28**, 499, 1902; über Zellveränderungen im *Gangl. cervic. sup.* cf. auch Bruckner, Compt. rend. Soc. d. Biol. 1901, p. 982; Levinsohn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, S. 438. — [2]) Die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855. — [3]) Lehre d. Inn. d. Pupillenbew. Wiesbaden 1893. — [4]) Klin. Monatsschr. f. Augenheilk. **38**, 129, 1900. — [5]) Arch. slaves d. Biol. **3**, 322, 1887. — [6]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 124. Verf. vertritt hier die Ansicht, daß die Ganglien die Bedeutung von Relais haben, in denen eine Verstärkung der aus den präzellularen Fasern anlangenden Impulse stattfindet. — [7]) Anderson, Journ. of Physiol. **30**, 290, 1904, hier auch Literatur. cf. Levinsohn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904, S. 475.

Unterschiede in den Erfolgen nach Durchschneidung der *Nn. splanchnici* und nach Exstirpation des *Plexus solaris* lassen sich nicht anders erklären, als daß das Ganglion einen Tonus auf die peripherischen Gewebe ausübt. Doch scheint dies nicht immer in ähnlichen Fällen einzutreten, wenigstens betonen Lewandowsky und P. Schultz in ihren oben erwähnten Versuchen, daß es keinen Unterschied macht, ob das *Gangl. mesent. inf.* und der *Plexus hypogastricus* erhalten bleibt oder nicht.

Eine andere Funktion, die man den autonomen Ganglien zugeschrieben hat, ist die, ein lokales Reflexzentrum zu sein. Die älteste hierher gehörige Beobachtung ist die von Cl. Bernard für das *Gangl. submaxillare.* Eine Reflexwirkung konstatierte ferner Sokownin für das *Gangl. mesent. inf.* Durchtrennt man die Verbindungen des *Gangl. mesent. inf.* mit dem Rückenmark und reizt dann das zentrale Ende eines durchschnittenen Hypogastricus, so erhält man Kontraktion der Blase auf der entgegengesetzten Seite. Diesen Versuch haben Langley und Anderson[1]) bestätigt; neben der Blasenkontraktion sahen sie aber noch andere Wirkungen auftreten, wie sie vom *Gangl. mesent. inf.* ausgelöst werden; sie erhielten ferner ähnliche Reflexe an den Pilomotoren des Lendensympathicus. Langley hat dann weiter auch Gefäßreflexe gefunden; pilomotorische und vasomotorische Reflexe sah er ferner in der Thoracal- und in der Sacralregion. Langley zeigte nun, daß für diese Reflexe zwei Tatsachen charakteristisch sind: 1. daß sie durch Nikotin aufgehoben werden, während Reizung des peripherischen Endes volle Wirkung zeigt; 2. daß sie aufgehoben werden, wenn die präzellularen Fasern durchschnitten und degeneriert sind. Hieraus geht hervor, daß die Übertragung im Ganglion stattfinden und durch präzellulare Fasern geschehen muß. Präzellulare Fasern, welche nicht in diesem Ganglion enden, sondern in einem mehr peripherischen, geben Collaterale an das Ganglion ab, indem sie es durchlaufen. Die Erregung bei der Reizung durchläuft nun die präzellularen Fasern rückläufig nach oben, geht durch die Collateralen auf die Zellen des Ganglions über und läuft in deren Neuriten wieder herab zu den Geweben. Diese Reflexe sind also wesentlich von den gewöhnlichen Reflexen verschieden. Langley hat sie deswegen „Pseudoreflexe" genannt oder auch „präzellulare Axonreflexe", und er ist der Meinung, daß alle sogenannten Reflexe der autonomen Ganglien sich auf solche Axonreflexe zurückführen lassen, und daß hierbei nicht wie bei den gewöhnlichen Reflexen zentripetale Fasern im Spiel sind. Beiläufig sei bemerkt, daß diese Axonreflexe dazu dienen können und von Langley[2]) auch dazu benutzt worden sind, festzustellen, mit wie vielen Ganglien die präzellularen Fasern in Verbindung stehen.

Möglich wären übrigens auch nach Langley postzellulare Axonreflexe, indem eine Erregung von einem Zweige der Endausstrahlung der postzellularen Faser im Gewebe auf einen anderen Zweig übergeht. Doch betont Langley selbst, daß für ihr Vorkommen kein Beweis vorliegt.

Faßt man alles über die autonomen Ganglien Vorliegende zusammen, so muß man sagen, daß noch weitere Versuche nötig sind, um Aufklärung zu

---

[1]) Journ. of Physiol. **16**, 410, 1894. cf. ferner Langley, British Assoc. Add. Sci. Reports, 1899. Linquentenaire de la Soc. de Biol. 1899, p. 220; Ricesche di Fisiol. e Scien. aff. ded. al Prof. Luciani 1900. — [2]) Journ. of Physiol. **25**, 364, 1900.

verschaffen über ihre Bedeutung und besonders über die Frage, ob und unter welchen Umständen sie selbständig einen Tonus auszuüben vermögen.

Die zentripetalen (sensiblen) Fasern.

Es ist eine seit langem verbreitete Annahme, daß die Eingeweide unter gewöhnlichen Umständen sehr wenig schmerzempfindlich sind, wenigstens mechanischen Reizen gegenüber (Druck, Stechen, Schneiden), daß sie aber unter pathologischen Bedingungen der Sitz heftiger Schmerzen werden können. Dabei ist charakteristisch, daß der Schmerz in gewissen Fällen irradiiert, indem er auf bestimmte Hautpartien übergreift. Die Berechtigung jener Annahme und die Erklärung letzterer Erscheinung ist an anderer Stelle dieses Handbuches erörtert worden[1]). Hier ist nur zu prüfen, welche physiologische Grundlage dafür gegeben werden kann. Sicher ist, daß die Nerven des bulbären und des sacralen Systems, ebenso wie die des eigentlichen Sympathicus zentripetale Fasern enthalten, doch ist ihre Zahl sehr ungleich. Diese kann man feststellen, wenn man die vordere Wurzel eines Nervenstammes durchschneidet und, nachdem Degeneration eingetreten ist, die erhaltenen markhaltigen Fasern in dem gemischten Nerven zählt. So haben Langley und Anderson[2]) gefunden, daß im Hypogastricus nur etwa ein Zehntel der markhaltigen Fasern sensibel sind, und ähnlich ist wahrscheinlich das Verhältnis in den *Nn. splanchnici*; im Erigens ist die Zahl beträchtlich größer[3]). Der Halssympathicus enthält keine sensiblen Fasern, wovon man sich leicht überzeugen kann, indem Reizung des thoracalen Teiles des durchschnittenen Halssympathicus keine Reflexbewegung und keine Blutdrucksteigerung gibt. Für den Grenzstrang sind die weißen *Rami communicantes* die Bahnen, auf denen, wie die motorischen Fasern vom Rückenmark zum Sympathicus heraustreten, so auch die sensiblen vom Sympathicus in das Rückenmark eintreten. Jeder weiße Ramus enthält sensible Fasern, denn Reizung des zentralen Endes des durchschnittenen Astes gibt Reflexbewegung und Blutdrucksteigerung. Ob auch auf dem Wege der grauen Rami sensible Fasern eintreten, ist fraglich. Zwar enthalten die grauen Rami, wie die Degenerationsmethode lehrt, wohl ein oder zwei zentripetale Fasern, aber man erhält bei Reizung keine Reflexwirkungen. Die sensiblen Fasern, die in den weißen Rami verlaufen, haben ihre Verbreitung in den Eingeweiden der Brust- und Bauchhöhle. Hier greifen sie in das Gebiet der bulbären Nerven ein, aber ihre Beteiligung ist allem Anscheine nach stärker als die der bulbären Nerven. Die meisten Fasern, die auf elektrische Reizung Schmerzäußerung geben, laufen durch die sympathischen Nervenbündel und nicht durch den Vagus. Damit stimmt überein, daß Reizung des Vagus unterhalb des Diaphragma bei Tieren wenig oder gar keinen Schmerz verursacht. Bei der Katze enthält der Sympathicus zentripetale Fasern, die man zu den Paccinischen Körperchen des Mesenteriums verfolgen kann. Keine sensiblen Fasern schickt der Sympathicus zur Haut und, da der Halssympathicus keine enthält, zum Kopf; die sensiblen Fasern hierfür sind in den Cerebrospinalnerven enthalten.

---

[1]) **3**, 699. — [2]) Journ. of Physiol. **17**, 185, 1894. — [3]) Ebenda **19**, 377, 1895.

Allgemeine Physiologie der quergestreiften Muskeln

von

M. v. Frey.

Anatomische Vorbemerkungen.

Die quergestreifte Muskulatur des Menschen und der Wirbeltiere kommt vor entweder in Form ein-, höchstens zweikerniger kurzer verästelter Zellen, die miteinander zu einem Netze verwachsen sind: Dies ist der Bau des Herzmuskels, über dessen Eigenschaften im ersten Bande berichtet ist. Oder in Form von vielkernigen, langen, zylindrischen Strängen: Die Fasern der Skelettmuskeln. Jeder Muskel im makroskopisch-anatomischen Sinne besteht aus einer Vielheit solcher Fasern, die durch im ganzen spärliches Bindegewebe, von dem Charakter des sogenannten fibrillären, ungeformten Bindegewebes, zusammengehalten werden. Stellenweise treten im Muskel stärkere Bindegewebszüge auf, durch die eine Anzahl Fasern zu einem Bündel vereinigt und von benachbarten Bündeln mehr oder weniger scharf abgegrenzt werden. Endlich besitzt der ganze Muskel eine bindegewebige Hülle. Für letztere ist der Ausdruck *Perimysium externum* gebräuchlich, während das zwischen den Fasern befindliche Bindegewebe als *Perimysium internum* bezeichnet wird. Häufig verdichtet sich das Bindegewebe an der Oberfläche oder auch im Innern des Muskels zu blatt- oder bandförmigen Fascien. Aus Bindegewebe, und zwar wie die Fascien aus geformtem und geordnetem Bindegewebe, bestehen auch die Sehnen, durch welche die Muskelfasern unter sich (*Inscriptiones tendineae*), mit den Knochen oder anderen zu bewegenden Teilen verbunden sind[1]).

Die Züge des *Perimysium internum* bilden zugleich die Straßen, auf welchen Blut- und Lymphgefäße sowie Nerven in den Muskel eindringen. In dem Bindegewebe findet ferner die Ablagerung des Fettes statt, das bei gemästeten Tieren 30 und mehr Prozent des Gewichtes ausmachen kann[2]). Zwischen allen diesen Gebilden bleiben Räume, die mit Lymphe gefüllt sind. Wird der Muskel in andersartig zusammengesetzte Lösungen eingehängt, so findet im allgemeinen ein Austausch von gelösten Substanzen statt. Das *Perimysium externum* und *internum* ist somit für die meisten wasserlöslichen Substanzen, anorganische wie organische, durchgängig. Kolloidal gelöste Körper, wie Eiweiß oder Dextrin, dringen dagegen sehr schwer, wenn überhaupt ein. Bei der Bewegung der Muskeln wird die Lymphe durch die Lymphgefäße abgeführt.

Die Muskelfasern sind im Sinne der Histologie Zellen, die aus ihren embryonalen Dimensionen durch Verlängerung und Kernwucherung sehr stark herausgewachsen sind. Sie gehören mit den Elementen des Nervensystems zu den größten Zellen des menschlichen Körpers. Jede Faser ist umschlossen von dem

---

[1]) Behrens, Kossel u. Schiefferdecker, Gewebelehre (Braunschweig 1891), 2, 142, 245, 255; Ranvier, Techn. Lehrb. (Leipzig 1888), S. 470ff. — [2]) J. König, Chem. der menschl. Nahrungs- und Genußmittel, Berlin 1889, Bd. I.

Sarkolemm, einer dünnen, struktur- und kernlosen Haut, die von den meisten Autoren als ein Ausscheidungsprodukt der Muskelzelle betrachtet wird. Das Sarkolemm ist in ähnlichem Grade wie das Perimysium für im Wasser gelöste Stoffe durchgängig. Der wesentliche Bestandteil der Muskelfaser ist das allen lebenden Zellen eigentümliche Protoplasma, das hier durch eine besondere Differenzierung ausgezeichnet ist. Der Umfang und die Art der Differenzierung und die Verteilung der Kerne innerhalb des Protoplasmas bilden Unterschiede bezeichnender Art sowohl zwischen den verschiedenen Muskeln eines Tieres, als denen verschiedener Tiere. Diese Verschiedenheiten können hier nur teilweise, insbesondere soweit ihnen funktionelle Bedeutung zukommt, berücksichtigt werden[1]).

Die Differenzierung des Protoplasmas, hier speziell als Sarkoplasma bezeichnet, besteht in der Umwandlung desselben in feinste Fäden oder Fibrillen, welche die Faser in ihrer ganzen Länge durchziehen. Sie liegen selten isoliert und niemals gleichmäßig über den Faserquerschnitt verteilt, vielmehr zu Bündeln oder „Muskelsäulchen" vereinigt. Die Abgrenzung derselben ist dadurch gegeben, daß die Umwandlung des Sarkoplasmas keine vollständige ist; es bleiben stets größere oder kleinere Reste desselben unverändert zurück, namentlich in der Umgebung der Kerne, sodann in Form von Hüllen um die Fibrillen bzw. Fibrillenbündel. Dadurch entsteht auf dem Querschnitt der Faser eine zierliche, für Spezies und Muskelart bezeichnende Felderung. Die quergestreiften Muskeln der Säugetiere und des Menschen zeigen, abgesehen von dem Herzmuskel, zumeist eine dichte Zusammendrängung der Fibrillenbündel, die deshalb auf dem Querschnitt polygonal abgeplattet und durch spärliche Mengen von Sarkoplasma gesondert erscheinen. Die Kerne liegen größtenteils an der Oberfläche der Faser, dicht unter dem Sarkolemm, vereinzelt auch im Innern.

Das Sarkoplasma enthält außer den Kernen stets zahlreiche Einschlüsse in Form feinster Tröpfchen oder Körnchen, die häufig entlang den Fibrillen in Reihen geordnet sind. In der Regel, namentlich in jugendlichen Muskeln, sowie zu gewissen Jahreszeiten läßt sich durch Osmium schwärzbares Fett in feinster Verteilung nachweisen. Protoplasmareiche Muskeln erscheinen infolge dieser Einschlüsse bei der mikroskopischen Betrachtung trüb, sie sind ferner meist dunkler gefärbt (röter) als die protoplasmaarmen[2]). Als weitere Eigentümlichkeit sarkoplasmareicher Muskeln sei erwähnt, daß ihre Fasern im allgemeinen dünner sind und leichter in Fibrillen zerspalten werden können. Die von Ranvier behauptete Verschiedenheit in der Verteilung der Kerne[3]) ist von Knoll nicht bestätigt worden[4]).

Während bei den Wirbellosen meist eine scharfe Sonderung zwischen sarkoplasmareichen bzw. -armen Muskeln besteht, kommen die beiden Faserarten in den Muskeln der Wirbeltiere in der Regel gemischt vor[5]). Ein Unterschied besteht nur insofern, als in manchen Muskeln die trüben, in anderen die hellen Fasern überwiegen. Nach Knoll enthalten die Augenmuskeln, die Kaumuskeln und das Zwerchfell vorwiegend trübe Fasern, und er kommt auf Grund dieser und anderer Befunde zu der sehr ansprechenden Annahme, daß Muskeln, die andauernde Arbeitsleistungen zu verrichten haben, vorwiegend trübe, sarkoplasmareiche Fasern enthalten[6]). In bester Übereinstimmung hiermit steht die Tatsache, daß die Herzen aller Wirbeltiere ausschließlich aus trüben Muskelzellen bestehen.

Die Fibrillen zeigen eine periodisch wiederkehrende regelmäßige Gliederung aus dunkleren, das Licht stärker brechenden (mit Hämatoxylin sich stark färbenden) Abschnitten und helleren Zwischenlagen, aus denen sie der Länge nach zusammengesetzt erscheinen. Da die Fibrillen eines Bündels stets so zusammengefaßt sind, daß gleichartige Abschnitte in derselben Querebene liegen, so zeigt das Fibrillenbündel eine mit der Fibrille übereinstimmende Zeichnung. Diese Korrespondenz

---

[1]) Bezüglich der histologischen Literatur sei auf den Artikel: Struktur der kontraktilen Materie von M. Heidenhain, Ergebn. d. Anat. u. Entw. 8, 1, 1898 verwiesen. — [2]) Über Ausnahmen von diesen Regeln vgl. Knoll, Denkschr. d. Wien. Akad. 58, 685, 1891. — [3]) A. a. O. S. 467. — [4]) Knoll, a. a. O. S. 692. — [5]) Grützner, Bresl. ärztl. Zeitschr. 1883, Nr. 24; Knoll, a. a. O. S. 690. — [6]) A. a. O. S. 692.

gilt mehr oder weniger streng auch für die Gesamtheit der Bündel einer Muskelfaser. Letztere zeigt daher in der Flächenansicht eine der Fibrillengliederung entsprechende Bänderung, welche ihr den Namen der quergestreiften Faser eingetragen hat.

Als Grenze eines Fibrillengliedes wird eine stets vorhandene scharfe Querlinie angenommen, die mit Z (Zwischenschicht) bezeichnet wird. In der Mitte zwischen zwei Z findet sich die den größten Teil des Fibrillengliedes einnehmende dunkle Querschicht Q, in ihrer etwas helleren Mitte häufig von einer feinen Querlinie M (die Mittelschicht) durchzogen. Von den zugehörigen Z ist Q stets durch die weniger mächtigen hellen Schichten J abgegrenzt, die ihrerseits bei manchen (Käfer-) Muskeln wieder von der dunkleren Schicht N (Nebenschicht) durchsetzt ist. N kann unmittelbar an Z angrenzen oder durch eine hellere Schicht E von Z getrennt sein. Man vergleiche hierzu die von Rollett[1]) entworfenen schematischen Darstellungen. Auf Grund von Mazerationsbildern muß zwischen dem Sarkoplasma und der Schicht Z ein besonders inniger Zusammenhang angenommen werden (Rollett[2]). Dort, wo eine Fibrille endigt, bildet immer eine der Schichten J oder E den Schluß[3]).

Betrachtet man eine im Ruhezustande befindliche Fibrille bzw. ein Fibrillenbündel im polarisierten Licht, so findet man die im gewöhnlichen Lichte dunklen Teile doppelbrechend, d. h. sie erscheinen im dunklen Gesichtsfelde der gekreuzten Nikols hell bzw. farbig, wenn die Faserachse mit keiner der beiden Polarisationsebenen zusammenfällt. Die im gewöhnlichen Licht hellen Teile, J und E, erscheinen dagegen unter den genannten Umständen in jeder Lage dunkel, sind also einfach brechend. Reine Faserquerschnitte sind ebenfalls bei jeder Orientierung zwischen gekreuzten Nikols dunkel, woraus folgt, daß die als doppelbrechend erkannten Teile der Fibrille einachsig doppelbrechend sind und daß ihre optische Achse parallel zur Faserachse orientiert ist. Aus den Interferenzfarben, die die Muskelfasern über einem Gipsplättchen Rot I. Ordnung zeigen, ergibt sich ferner, daß die lange Achse des Elastizitätsellipsoides parallel der Faserachse orientiert ist. Die Faser ist demnach positiv einachsig doppelbrechend, wie zuerst Brücke durch sinnreiche Verfahrungsweisen gezeigt hat[4]).

Gerät die Muskelfaser in den kontrahierten Zustand, so erleidet das mikroskopische Bild wesentliche Veränderungen. Zunächst wird die Faser bzw. das kontrahierte Stück derselben kürzer und dicker; gleichzeitig hellen sich die in der ruhenden Faser dunklen Bänder auf, während die hellen dunkel werden. Namentlich ist es die Umgebung von Z, die sich in eine sehr dunkle, in weitere Einzelheiten nicht mehr auflösbare Schicht (Kontraktionsschicht) umwandelt, während Q (mit Ausnahme von M) sich aufhellt[5]).

Im Gegensatz zu den Veränderungen im gewöhnlichen Licht, bleibt bei der Betrachtung des kontrahierten Muskels im polarisierten Licht die Doppelbrechung oder Anisotropie von Q erhalten, und ebenso wenig ändern sich die einfach brechenden Eigenschaften (Isotropie) von J (und E). Es muß indessen bemerkt werden, daß der Gangunterschied zwischen ordinärem und extraordinärem Strahl und die dadurch bedingte Färbung der anisotropen Teile beim Übergang in den kontrahierten Zustand trotz Verdickung der Faser nicht notwendig zunimmt, vielmehr häufig unverändert bleibt oder sogar abnimmt[6]). Bringt man die Faser unter Bedingungen, die eine Verdickung bei der Kontraktion ausschließen, so sinkt die Doppelbrechung[7]).

Wie weiter unten (S. 433) noch zu erwähnen sein wird, ändert die Muskelfaser bei der Kontraktion nicht ihr Volum. Dieser Satz gilt aber nicht für die

[1]) Denkschr. d. Wien. Akad. **49**, 81, 1885. Tafel I, Fig. 5, A bis C, reproduziert in Biedermann, Elektrophysiologie, S. 35. — [2]) A. a. O. S. 97. — [3]) Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. **26**, 53, 1881. — [4]) Denkschr. d. Wien. Akad. **15** (1858), ferner in Strickers Gewebelehre **1**, 170, 1871. Man vergleiche auch Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops, Leipzig 1892. — [5]) Schiefferdecker und Kossel, Gewebelehre **2**, 137, 1891; Rollett, Wien. Denkschr. **58**, 41, 1891. — [6]) Rollett, a. a. O. S. 91. — [7]) v. Ebner, Unters. über die Ursachen der Anisotropie usw., Leipzig 1882, S. 88 ff.

Fibrillenglieder. Engelmann[1]) hat durch genaue Messungen gezeigt, daß die anisotrope Substanz an der Verkürzung viel weniger teilnimmt als die isotrope. Bei einer Verkürzung von 70 Proz., d. h. auf etwa ein Drittel der ursprünglichen Länge, hat sich die anisotrope Substanz auf noch nicht die Hälfte, die isotrope auf ein Zehntel ihrer ursprünglichen Höhe verkürzt. Berücksichtigt man die Konstanz des Gesamtvolums, so ergibt sich, daß das Volum der anisotropen Substanz auf etwa das doppelte ansteigt, das der isotropen auf ungefähr ein Drittel sinkt. Der Vorgang kann kaum anders denn als eine veränderte Verteilung des Wassers aufgefaßt werden, wahrscheinlich bedingt durch einen Wechsel in der Quellbarkeit der festen Teile[2]).

Über die Ursachen der Doppelbrechung des Muskels ist eine Klärung der Ansichten noch nicht erreicht. Brücke hatte seinerzeit[3]) die doppelbrechenden Fibrillenglieder (die sarcous elements Bowmans) als eine Vereinigung von positiv einachsigen Kriställchen (Disdiaklasten) aufgefaßt, die alle mit ihrer Achse parallel der Faserrichtung orientiert sind. v. Ebner[4]) hat dann diese Annahme, wie überhaupt die Vorstellung von kristallinischen Micellen als Bauelemente der doppelbrechenden Gewebe (im Sinne Nägelis) einer strengen Kritik unterzogen und trat auf Grund ausgedehnter und wertvoller Versuche dafür ein, daß wenigstens in den tierischen Geweben die Anisotropie ausschließlich von Spannungsunterschieden herrührt, die bei dem Wachstum entstehen. Die Orientierung des Elastizitätsellipsoides sollte durch die Natur des Wachstumsprozesses näher bestimmt sein. Auf Grund von Beobachtungen von kolloidalen Lösungen, die im Zustande mechanischer Deformation einer raschen Härtung unterworfen waren, sucht er die Fibrillenbildung und die Doppelbrechung auf dieselbe Ursache, eben die Deformation, zurückzuführen und ihr so häufig gleichzeitiges Vorhandensein zu begründen. So geistvoll und beachtenswert diese Versuche sind, so kann ihnen doch gegenwärtig nicht mehr eine so umfassende Bedeutung zuerkannt werden, wie vor 20 Jahren. Die erweiterten Kenntnisse über die Beziehungen zwischen Kristallbau und Molekularkonfiguration[5]), die Beobachtungen von Maxwell, Kundt, de Metz[6]) über die bei rascher Bewegung auftretende Doppelbrechung in gewissen Lösungen, lassen die Annahme doppelbrechender Micellen bzw. Moleküle als Strukturelemente organischer Gebilde viel besser als früher begründet erscheinen. In manchen Fällen, wie bei der (negativ einachsigen) Doppelbrechung des Nervenmarkes, sowie den verkorkten und kutikularisierten Pflanzenmembranen, ferner bei den pleochroitischen Färbungen kann der Nachweis kristallinischer Einlagerungen als sicher erbracht gelten[7]). Nach diesen Erfahrungen wird man den Versuch, die Doppelbrechung tierischer Gewebe einheitlich zu deuten, als verfrüht betrachten und in jedem Einzelfalle den Nachweis verlangen müssen, ob die Anisotropie durch Spannungen, durch Micellarstruktur oder durch beides bedingt ist. In dieser Richtung fehlt es beim Muskel noch völlig an Anhaltspunkten. Die Polarisationserscheinungen bei der Deformation und der Zusammenziehung sind experimentell noch nicht eindeutig genug, um entscheidend zu sein. Selbst wenn, wie v. Ebner in gewissen Fällen beobachtete, die Dehnung des Muskels zu einem Steigen der Doppelbrechung führt, so liegt darin noch kein Beweis gegen die Micellartheorie, weil auch die Doppelbrechung von Kristallen durch Deformation verändert wird[8]). Andererseits kommt dem Auftreten von Spannungen während des Wachstums oder durch funktionelle Beanspruchung insofern eine Bedeutung für die Doppelbrechung zu, als dadurch eine Orientierung anisotroper Moleküle oder Molekülkomplexe möglich ist[9]).

Die Querstreifung der Muskeln gibt, wie ein Abbesches Gitter, Veranlassung zu Beugungserscheinungen, die von Ranvier zuerst beschrieben[10]) und dann von

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **23**, 571, 1880. — [2]) Engelmann, ebenda **7**, 155, 1873; man vgl. dagegen Hürthle, Biol. Centralbl. **27**, 112, 1907. — [3]) Denkschr. **15** (1858). — [4]) A. a. O. — [5]) Vgl. van't Hoff, Vorlesungen **2**, 140, Braunschweig 1899. — [6]) Pogg. Ann. **151**, 151, 1874; Wied. Ann. **13**, 110, 1881; **35**, 497, 1888. — [7]) Ambronn, Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. **6**, 85 u. 226, 1888; **7**, 103, 1889; Ber. d. Gesellsch. d. Wiss. Leipzig 1890, S. 415; 1895, S. 37. — [8]) Pfaff, Pogg. Ann. **108**, 598. — [9]) Ambronn, Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. **7**, 103, 1889. — [10]) Archives de physiol. 1874, S. 774.

Zoth näher untersucht worden sind [1]). Bernstein [2]) hat die Spektra des lebenden Muskels und ihre Veränderung während der Zuckung photographiert. Der Verkürzung des Muskels entspricht ein Auseinanderrücken der Spektra; gleichzeitig wird der Muskel durchsichtiger.

Die Verbindung der quergestreiften Muskelfasern mit den zentrifugalen Nerven geschieht bei den Reptilien, Vögeln und Säugern durch sogenannte Endplatten, kernreiche Anhäufungen von körnigem Protoplasma an der Oberfläche der Fasern, in welchen je eine Nervenfaser unter Verlust ihres Markes eintritt und sich geweihartig verästelt [3]). Das Sarkolemm verschmilzt an der Eintrittsstelle mit der Henleschen Scheide der Nervenfaser [4]). Das Protoplasma der Endplatte kommt demnach in unmittelbare Berührung mit dem Sarkoplasma, anscheinend ohne mit demselben zu verschmelzen; man vergleiche insbesondere die von Kühne [5]) abgebildeten Schnitte. Gegen eine Verschmelzung sprechen auch experimentelle Erfahrungen von Locke, Overton u. a., s. unten S. 503 [6]). Kurze Muskelfasern, besitzen in der Regel nur eine, ungefähr in Mitte ihrer Länge gelegene Nervenendigung, längere Fasern aber zwei oder mehrere [7]). Die Zahl der in einen Muskel eintretenden Nervenfasern ist aber trotzdem stets kleiner als die der Muskelfasern, weil erstere sich vielfach teilen [8]). Nach H. H. Donaldson [9]) gilt für das Hinterbein des Frosches der Satz, daß die Zahl der Nervenfasern für jeden der Abschnitte des Beines in einfachem Verhältnis steht zum Gewicht der Muskulatur (und zur Größe der Hautfläche). Eine Verallgemeinerung dieses Satzes ist, wenigstens für den Menschen, nicht möglich. So hat z. B. Krause [10]) im Okulomotorius 15 000, H. Rosenthal im Trochlearis 1100 bis 1200, im Abducens 2000 bis 2500 Fasern gezählt. Rechnet man, unter Abzug der für die Binnenmuskeln des Auges bestimmten Fasern, für alle sechs Muskeln eines Auges, im Gesamtgewicht von rund 3 g, 18 000 Nervenfasern, so wären auf Grund des Donaldsonschen Gesetzes für die gesamte Muskulatur des erwachsenen Menschen von etwa 30 000 g Gewicht 180 Millionen Nervenfasern anzusetzen. Stilling fand jedoch nur 300 000 in den vorderen Wurzeln des Rückenmarks [11]). Zu den Muskeln des Rumpfes und der Gliedmaßen gehen somit viel weniger Nervenfasern als zu den Augenmuskeln. Hieraus folgt, daß die Nervenfasern des Okulomotorius weniger Teilungen erleiden als die der vorderen Wurzeln des Rückenmarks. Dies ist insofern von physiologischer Bedeutung, als nur solche Muskelfasern einer isolierten Erregung fähig erscheinen, die mit einem ungeteilten Nerven in Verbindung sind [12]). Wahrscheinlich gilt der Satz, daß auf eine gegebene Zahl von Muskelfasern um zo zahlreichere unverästelte und wenig verästelte Nervenfasern kommen, je feiner und abgestufter die Bewegungen des Muskels sind. Über die sonstigen Beziehungen zwischen Muskel und Nerv in phylogenetischer und histogenetischer Beziehung vergleiche man die zusammenfassenden Darstellungen von v. Bardeleben [13]) und Nussbaum [14]), ferner Harrison [15]); über Anpassung der Muskeln an ihre Funktion Joachimsthal [16]).

---

[1]) Wiener Sitzungsber. **99** (3), 421, 1890. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 285, 1895. — [3]) Kühne, Zeitschr. f. Biol. **23**, 1, 1887. Bei den Arthropoden kommt eine doppelte Innervation durch zwei nebeneinander verlaufende nicht anastomosierende Nervenfasern sehr häufig, vielleicht regelmäßig vor. Mangold, Zeitschr. f. allgemeine Physiol. **5**, 135, 1905. — [4]) Ranvier, Leçons sur l'histologie du système nerveux **2**, 309, Paris 1878; Techn. Lehrbuch S. 766. — [5]) A. a. O. Tafel B, Fig. 30 bis 40. — [6]) Über die Ansichten anderer Autoren vergleiche man Kölliker, Gewebelehre **1**, 387, 1889. — [7]) Kühne, Über die peripheren Endorgane der motorischen Nerven, Leipzig 1862; Unters. aus dem physiol. Institut Heidelberg **2**, 187; **3**, 103; Zeitschr. f. Biol. **20**, 531, 1884; Sandmann, Arch. f. Physiol. 1885, S. 240. — [8]) Vgl. hierzu Mays, Zeitschr. f. Biol. **20**, 449, 1884 und **22**, 354, 1886. — [9]) Journ. of compar. Neurology **13**, 223, 1903. — [10]) Zitate nach H. Vierordt, Tabellen, S. 109. Jena 1893. — [11]) Zitiert nach Schwalbe, Nervenlehre, S. 382, Erlangen 1881. — [12]) Vgl. Kühne, Zeitschr. f. Biol. **22**, 305, 1886. — [13]) Ergebn. d. Anat. **8**, 112 bis 123, 1898. — [14]) Ebenda **11**, 228 bis 273, 1901. — [15]) American. Journ. of Anat. **3**, 197, 1904. — [16]) Arch. f. Physiol. 1896, S. 338.

I. Mechanische Eigenschaften des ruhenden und tätigen Muskels.

A. Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Der ruhende oder erschlaffte Muskel ist, sofern er nicht durch eingewachsene Sehnen versteift wird, ein sehr weiches und schmiegsames Gebilde, das in bezug auf seine Konsistenz am ehesten mit einer Gallerte verglichen werden kann. Wie diese ist er elastisch und, solange es sich nur um geringe Beanspruchungen handelt, leicht deformierbar.

Am genauesten untersucht, weil funktionell am wichtigsten, ist das Verhalten gegen Zug in der Richtung der Fasern. Dreser[1]) hat nachgewiesen, daß die Dehnungskurve des ruhenden Muskels nicht der Wertheimschen Hyperbelgleichung genügt. Sie besitzt nur bei schwachen Dehnungen den Charakter einer Hyperbel (und zwar mit stetig zunehmender Hauptachse), geht aber dann weiterhin durch eine parabolische in eine elliptische Kurve über. Letzteres würde besagen, daß der Muskel unter der Einwirkung genügend großer Zugkräfte sich wieder verkürzen müßte[2]). Richtiger ist es, zu folgern, daß die Zurückführung der Dehnungskurve auf eine Kegelschnittslinie ganz willkürlich ist. Das stetig sich ändernde Verhalten des Muskels ist zum Teil wohl durch den Umstand bedingt, daß nicht alle Fasern in gleicher Weise beansprucht werden. Es wird anfänglich nur ein Teil der Fasern gedehnt, während die übrigen noch schlaff sind[3]). Da die Angabe eines Elastizitätskoeffizienten bzw. eines Elastizitätsmoduls unter diesen Umständen nicht möglich ist, schlägt Dreser vor, die Abweichung der Dehnungskurve von der geraden Linie zu kennzeichnen durch das Verhältnis zwischen der wirklich geleisteten Deformationsarbeit zu derjenigen, die aufgewendet werden müßte, wenn die Dehnungskurve eine Gerade, die größte und kleinste Länge des Muskels verbindende Linie wäre[4]).

Eine weitere Schwierigkeit der Aufgabe besteht darin, daß die Größe der Dehnung auch von der Zeit abhängig ist. Wird ein Gewicht an den Muskel gehängt, so verlängert er sich um ein gewisses Stück sofort, um weitere geringere und beständig abnehmende Beträge auch noch später. Ähnlich ist bei der Entlastung die Verkürzung eine verzögerte. Diese Erscheinungen sind als elastische Nachwirkung oder Nachdehnung bekannt. Es war daher methodisch ein wesentlicher Fortschritt, als Blix Mittel angab, um die Dehnung und Entspannung in stetiger Weise und, innerhalb gewisser Grenzen, beliebiger Geschwindigkeit vorzunehmen[5]), eine Aufgabe, die später in etwas anderer Weise auch von Brodie[6]) und neuerdings von Haycraft[7]) gelöst wurde. Nach diesen Versuchen scheint es, daß zwischen dem Verhalten des Muskels und dem anderer elastischer, besonders organischer Substanzen weitgehende Ähnlichkeiten bestehen: Eine einmalige Dehnung führt zu einer Deformation, die sich bei der Entspannung nicht wieder völlig ausgleicht. Nachfolgende Dehnungen führen zu im wesentlichen gleichen Ergebnissen,

---

[1]) Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol. **27**, 51, 1890. — [2]) A. a. O. S. 62. — [3]) Ebenda S. 89. — [4]) Ebenda S. 65. — [5]) Upsala Förhandl. **15** (1880); Skand. Arch. **3**, 295, 1891; **4**, 399, 1893. — [6]) Journ. of Anat. and Physiol. **29**, 367, 1895. — [7]) The Journ. of Physiol. **31**, 392, 1904.

jedoch mit der Einschränkung, daß die nachbleibenden Verlängerungen mehr und mehr abnehmen, bis ein Zustand erreicht ist, der durch die merklich vollkommene Rückkehr in die Ausgangslage gekennzeichnet ist[1]). Man vergleiche hierzu das von Streintz als Akkommodation bezeichnete Verhalten von Drähten[2]). In diesem Stadium äußert sich die elastische Nachwirkung in der Weise, daß die Entspannungskurve außer in ihrem Anfangs- und Endpunkt nicht mit der Dehnungskurve zusammenfällt, sondern unterhalb letzterer liegt. Benutzt man nach dem Vorgange von A. Fick[3]) die Dehnungskurve zur Bestimmung der am Muskel geleisteten Deformationsarbeit, so ergibt sich, daß diese Arbeit bei der Entspannung nicht wieder völlig zurückgewonnen werden kann. Offenbar wird durch die innere Reibung des Muskels ein Teil der geleisteten Deformationsarbeit in Wärme umgewandelt. Über die Wirkung verschiedener pharmakologischer Agentien und Narkotika auf die Dehnungskurve des Muskels vergleiche man Dreser[4]) und Goto[5]).

Über die Zugfestigkeit lebender Muskel haben in neuerer Zeit Carvallo und Weiss Versuche veröffentlicht[6]). Sie sahen den Sartorius des Frosches reißen bei Belastungen von im Mittel 50 g/mm².

Versuche über die Dehnbarkeit nicht isolierter, von dem Nervensystem noch beherrschter Muskeln liefern, wie zu erwarten, viel verwickeltere und schwer zu deutende Ergebnisse[7]). In nicht näher bekannter Weise durch elastische Nachwirkung, Tonus und Ermüdung beeinflußt sind auch die Messungen, die C. Rieger über die Gleichgewichtsstellungen menschlicher Gliedmaßen unter der Wirkung verschiedener Drehungsmomente veröffentlicht hat[8]).

B. Mechanische Eigenschaften des tätigen Muskels.

Beim ruhenden Muskel läßt sich, abgesehen von der elastischen Nachwirkung, die Länge als eine eindeutige Funktion der Spannung darstellen. Eine so einfache, etwa durch einen anderen Koeffizienten ausdrückbare Abhängigkeit besteht für den tätigen Muskel nicht. Es läßt sich nur sagen, daß er für eine gegebene Länge eine größere Spannung, oder für eine gegebene Spannung eine geringere Länge besitzt als der ruhende Muskel. Dabei bleibt das Volum des Muskels unverändert[9]). Eine Verwickelung der Aufgabe entsteht schon dadurch, daß in den Ausdruck für die Länge bzw. Spannung des Muskels auch die Zeit als unabhängige Variable eingeht.

Man unterscheidet einen tätigen Zustand von kurzer Dauer, wie er durch einen einzigen Momentanreiz hervorgerufen werden kann, als Zuckung von dem länger anhaltenden Tetanus. Keine der beiden Formen des tätigen Zustandes ist so konstant, daß von der Einstellung auf eine neue Gleichgewichtslage gesprochen werden könnte. Die Eigenschaften des tätigen Muskels ändern sich vielmehr beständig, insbesondere zeigt auch jeder

---

[1]) Brodie, a. a. O. S. 386. — [2]) Pogg. Ann. 153, 387, 1874. — [3]) Unters. über Muskelarbeit, Basel 1867; Mechan. Arbeit und Wärmeentwickelung, S. 40. Leipzig, 1882. — [4]) A. a. O. S. 72. — [5]) Zeitschr. f. Biol. 46, 38, 1903. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 75, 591, 1899. — [7]) A. Mosso, Archives ital. de Biol. 25, 349, 1896; Benedicenti, ebenda 25, 395 und 28, 127; Langelaan, Arch. f. Physiol. 1901, S. 107. — [8]) Zeitschr. f. Psychol. 31, 1, 1902. — [9]) Ewald, Arch. f. d. ges. Physiol. 41, 215, 1887.

Tetanus, sei er durch natürliche oder künstliche Reize hervorgerufen, die Neigung, sich in eine Reihe unvollkommen verschmolzener Zuckungen aufzulösen, was im Zustande der Ermüdung stets deutlich wird. Die Untersuchung des tätigen Muskels hat daher mit der Zuckung zu beginnen.

Der Vorgang wird am übersichtlichsten, wenn man Vorkehrungen trifft, durch die der Muskel veranlaßt wird seine Zuckung bei nahezu unveränderter Spannung auszuführen (isotonische Zuckung nach Fick[1]) oder bei nahezu unveränderter Länge (isometrische Zuckung[2]). Im ersten Falle scheidet die Spannung aus der den mechanischen Zustand darstellenden Gleichung als Variable aus und die Länge des Muskels erscheint bei gegebener Spannung nur noch als Funktion der Zeit (Kurve der Gleichgewichtshöhen nach Helmholtz[3]) Verkürzungs- oder Längenkurve nach Blix[4]); im zweiten Falle ist es die Spannung, die als Funktion der Zeit auftritt (Spannungskurve, Helmholtz a. a. O.)

Eine strenge Erfüllung dieser Forderungen ist allerdings nicht möglich. Die unerläßliche Vorbedingung für jede Untersuchung der Muskeltätigkeit ist die Verbindung des Muskels mit einem irgendwie gestalteten Hebel. Die für die Aufschreibung nötige Führung der Bewegung, ihre Vergrößerung oder Verkleinerung, die Herstellung der verschiedenen mechanischen Bedingungen, unter denen der Muskel arbeiten soll, können nur mit Hilfe des Muskelhebels erzielt werden. Hierdurch wird aber der Muskel, ganz abgesehen von der die gewünschte Spannung herstellenden Last oder Feder, mit trägen Massen verknüpft, die seinen Bewegungen nicht widerstandlos folgen können.

Im allgemeinen können folgende Kräfte mit Drehungsmomenten auf das schreibende System wirken:

1. Die Muskelkraft, eine unbekannte Funktion $\varphi(t)$ der Zeit.

2. Die Schwere, und zwar: a) die Schwere des Hebels. Sei m die Masse des Hebels und der mit ihm starr verbundenen Teile, so ist das Drehungsmoment der Schwere proportional $mg \cos \alpha$, wo α der Winkel, den der Hebel mit der horizontalen Ausgangslage bildet. b) Die Schwere des spannenden Gewichtes Mg mit einem diesem Werte proportionalen Drehungsmoment, wenn es durch eine Rolle in konstantem Abstand von der Achse gehalten wird.

3. Die elastische Kraft P, die den Hebel in die horizontale Ausgangsstellung zurückzuführen strebt und proportional dem Winkel α wachsen soll. Ihr Drehungsmoment ist proportional $P\alpha$. Solche elastische Kräfte kommen zur Wirkung bei dem myographe à ressort von Marey[5]), dem Myographion von Grützner[6]), dem isometrischen Verfahren von A. Fick[7]) und anderen.

4. Reibungskräfte, die teils an der Spitze des Hebels (wo er auf dem Papiere schleift), teils in den Achsenlagern wirksam werden. Unter der Annahme, daß sie proportional der Winkelgeschwindigkeit des Hebels wachsen, wird ihr Drehungsmoment dem Werte $k \frac{d\alpha}{dt}$ proportional sein, worin k den Reibungskoeffizienten darstellt.

In jedem Zeitelement ist die Winkelbeschleunigung $\frac{d^2\alpha}{dt^2}$ des Hebels gleich der algebraischen Summe der Drehungsmomente, dividiert durch sein Trägheitsmoment T.

---

[1]) Arch. f. d. gesamte Physiol. **4**, 301, 1871; Mechan. Arbeit u. Wärmeentwickelung bei d. Muskeltätigkeit 1882, S. 112 und 131. — [2]) Fick, a. a. O. — [3]) Helmholtz, Wissensch. Abhandl. **2**, 794. — [4]) Skand. Arch. f. Physiol. **3**, 298, 1891. — [5]) Du Mouvement, p. 166. Paris 1868. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **41**, 81, 1887. — [7]) Ebenda **4**, 305, 1871.

Nimmt man an, daß die vorstehend aufgeführten Kräfte sämtlich auf den Hebelarm 1 reduziert sind, so läßt sich die Bewegungsgleichung wie folgt schreiben:

$$T \frac{d^2 \alpha}{dt^2} = \varphi(t) - (mg \cos \alpha + Mg) - Pu - k \frac{d\alpha}{dt}.$$

Die Gleichung kann auch aufgefaßt werden als die für jeden Augenblick gültige Gleichgewichtsbedingung zwischen den genannten Kräften einerseits, der Trägheitskraft andererseits. Ihr Integral ist durch die Muskelkurve gegeben, in der der Winkel α (die Hebelstellung bzw. die Muskellänge) als Funktion der Zeit erscheint.

Versuche, diese Kurve mit einer Kegelschnittslinie zu identifizieren [1]) oder ihre Gleichung aus gewissen Voraussetzungen über die Natur der Muskeltätigkeit abzuleiten [2]), können bei der Unsicherheit und Lückenhaftigkeit der Voraussetzungen nur wenig aussichtsvoll sein.

Gesetzt nun, eine bestimmte Zuckungskurve $\alpha = \psi(t)$ sei gegeben, so läßt sich, wie Mach [3]) ausgeführt hat, die jeweils wirkende Muskelkraft $\varphi(t)$ aus ihr herleiten, wenn die Konstanten des schreibenden und spannenden Systems (T, m, M, P, und k) bekannt sind. Ist für eine genügende Zahl von Punkten der Kurve die Muskelspannung bestimmt, so wären auf Grund der Dehnungskurve des tätigen Muskels die Längen zu ermitteln, die er einnehmen würde, wenn das schreibende System ihm widerstandsfrei folgen und somit der Muskel seine Anfangsspannung unverändert beibehalten könnte.

Der hier angedeutete Weg, zur reinen Längenkurve, der wirklich isotonischen Kurve, zu gelangen, ist indessen nicht beschreitbar. Es liegt dies nicht nur an der Unkenntnis der verlangten Dehnungskurve, sondern vor allem daran, daß die Aufgabe nicht eindeutig bestimmt ist. Die stillschweigend gemachte Voraussetzung, daß in jedem Moment der Zuckung die Länge des Muskels nur von seiner Spannung abhängt, ist, wie unten gezeigt werden wird, nicht zulässig.

Es bleibt daher nur übrig die Schreibvorrichtung so zu gestalten, daß sich die Kurve einer isotonischen möglichst nähert, oder analytisch ausgedrückt, daß in der Bewegungsgleichung die der Trägheitskraft und der Reibungskraft entsprechenden Glieder möglichst klein werden [4]). Welche Maßnahmen zu diesem Ziele führen, ist hier nicht näher zu erörtern. Angaben darüber finden sich bei Fick [5]). Unter allen Umständen bedarf indessen der Versuch einer Kontrolle, d. h. man sollte sich nicht damit begnügen den methodischen Anforderungen schätzungsweise ausreichend nachzukommen, sondern zu ermitteln suchen, ein wie großer Bruchteil der Muskelkraft zur Überwindung der Reibung und Trägheit tatsächlich benötigt wird. In dieser Richtung liefern namentlich die methodischen Untersuchungen von O. Frank [6]) wertvolle Anhaltspunkte. Mit der experimentellen Bestimmung von Trägheitsmomenten haben sich beschäftigt C. Bohr [7]), P. Starke [8]), v. Frey [9]).

Versuche zur Bestimmung der Muskelkraft aus der Kurve liegen vor von Santesson [10]). Er bestimmte für eine größere Zahl von Kurvenpunkten die Beschleunigung und leitete daraus die jeweils herrschende Muskelspannung ab; der Einfluß der Reibung wurde nicht berücksichtigt. Bei den als isotonisch bezeichneten Zuckungen tritt die maximale Spannung sehr bald nach Beginn der Bewegung ein (spätestens nach 0,01 Sek.), beträgt im günstigsten Falle (bei starker Belastung) das anderthalbfache der Anfangsspannung, steigt aber bei geringer Belastung fast bis auf das Zehnfache [11]).

---

[1]) Volkmann, Leipz. Verhandl. 1851; Valentin, Zeitschr. f. Biol. **16**, 129, 1880; **17**, 157, 1881. — [2]) Jendrassik, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874, S. 513; Kohnstamm, Arch. f. Physiol. 1893, S. 49. — [3]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. **46**, (2) 164, 1862. — [4]) Vgl. Mach, a. a. O. S. 165. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. **4**, 301, 1871. — [6]) Zeitschr. f. Biol. **45**, 445, 1903; **47**, 464 u. 480, 1904. — [7]) Om en Anvendelse usw. Kopenhagen 1886. — [8]) Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Ges. d. Wissensch. **16**, 1, Leipzig 1890. — [9]) Arch. f. Physiol. 1893, S. 485. — [10]) Skand. Arch. **4**, 135, 1891. — [11]) A. a. O. S. 168 bis 172.

Die Versuche sind also von der Isotonie noch sehr weit entfernt. Der Kurvenverlauf weist bis zum Zuckungsgipfel drei Wendepunkte auf, oder, wie man das auch ausdrücken kann, der Zuckungsgipfel hat einen Vorgipfel. Der Verfasser ist geneigt, diese Eigentümlichkeit der Anwesenheit verschieden rasch zuckender Fasern im Muskel zuzuschreiben. Viel wahrscheinlicher ist die Annahme, daß es sich um dynamische Durchbiegungen des Hebels handelt[1]). Hierfür spricht der Umstand, daß die in den aufsteigenden Schenkel fallenden Geschwindigkeitsänderungen mit der Belastung wachsen. Die Versuche sind mit dem Muskelhebel von Tigerstedt ausgeführt. Es geht aber aus den unten zu besprechenden Untersuchungen Tigerstedts hervor, daß dessen Hebel Durchbiegungen in merklichem Grade erleidet. Fick, der diese Störung ebenfalls gelegentlich beobachtet hat, nennt sie Erzitterungen des Hebels[2]).

Solange es üblich ist alle mit sogenannten isotonischen Hebeln bezeichnete Zuckungen als Muskelkurven von konstanter Spannung zu betrachten, muß unter diesem Ausdruck sehr Verschiedenes und zum Teil Widersprechendes zusammengefaßt werden. Es fehlt eine Vereinbarung darüber, innerhalb welcher Grenzen, in Prozenten der Anfangsspannung, Spannungsänderungen zulässig sein sollen. Einstweilen erscheint es zweckmäßiger alle Kurven, bei denen Spannungsänderungen nicht in der Absicht des Versuches liegen, nach dem Vorgange von Blix einfach als Verkürzungs- oder Längenkurven zu beschreiben und die Bezeichnung isotonische Kurve auf den idealen Fall zu beschränken. Eine besondere, von der Fickschen ganz abweichende Definition der isotonischen Kurve hat Blix aufgestellt[3]), indem er sie aus einer Schar von Längenzuckungen ableitet, die bei konstanter Belastung, aber wechselnder Ausgangshöhe gezeichnet sind.

Anstatt die in Verlauf der Längenzuckung auftretenden Spannungen aus der Kurve abzuleiten, kann man sie auch unmittelbar zur Aufschreibung bringen. Die Hilfsmittel hierzu sind von Fick[4]), Blix[5]) und Schönlein[6]) angegeben worden. Der Muskel greift mit dem einen Ende an einem Längenzeiger, mit dem anderen an einem Spannungszeiger an. Selbstverständlich gilt für die Kurven des Spannungszeiger das nämliche, was oben über die des Längenzeigers gesagt worden ist. Die erforderliche Korrektur ist aber hier schwieriger, weil der Muskel gleichzeitig zwei Zeiger in Bewegung versetzt, die sich gegenseitig beeinflussen. Es bleibt somit das von Santesson eingeschlagene Verfahren das bessere. Es gestattet die Abweichung der Längenkurve von der Isotonie genau zu bestimmen.

Blix hat Zuckungskurven mit gleichzeitiger Längen- und Spannungsschreibung mitgeteilt und findet bei geringer Belastung eine Überschreitung der Anfangsspannung um höchstens 60 Proz. Durchbiegungen des Hebels scheinen vermieden. Er dürfte daher wohl das richtige treffen, wenn er auf Grund seiner Kurven es für wahrscheinlich hält, daß die isotonische Kurve nach ihrer sehr rasch sich vollziehenden Ablösung von der Abszisse anfänglich

---

[1]) O. Frank, Zeitschr. f. Biol. 45, 488, 1904. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 4, 305, 1871. — [3]) Skand. Arch. f. Physiol. 5, 153, 1894. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 4, 305, 1871; Mechan. Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit, S. 8 und 131. — [5]) Skand. Arch. f. Physiol. 3, 303, 1891. — [6]) Vgl. F. Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. 52, 108, 1892.

nahezu geradlinig verläuft. Es ist ferner zu vermuten, daß die fragliche Kurve nur zwei Wendepunkte besitzt, einen im aufsteigenden, den anderen im absteigenden Ast und daß in der Nähe des Gipfels die Kurve nur wenig gekrümmt ist. Weitere Angaben lassen sich gegenwärtig nicht machen, da zu wenig ausgemessene Kurven vorliegen. So läßt sich z. B. noch nicht beurteilen, ob die größere Steilheit des absteigenden Astes gegenüber dem aufsteigenden, die bei höheren Belastungen regelmäßig beobachtet wird [1]), auch für geringere Belastungen zutrifft. Für die letzteren ist eben die Aufschreibung eine weniger getreue.

Aus den gleichen Gründen ist auch über die Unterschiede der Kurven, die von verschiedenen Spezies stammen oder von den verschiedenen Muskeln eines Tieres, noch wenig sicheres bekannt. Daß solche Unterschiede vorhanden sind, geht aber aus der vorliegenden Literatur mit Sicherheit hervor [2]). Weitgehende Änderungen in der Zuckungsform kommen durch Ermüdung zustande [3]). Über die Wirkung der Temperatur auf den Zuckungsablauf s. unten S. 458. Bei der (indirekten) Erregung durch sogenannte Zeitreize, d. h. lineare Stromanstiege von wählbarer Steilheit, hat v. Kries häufig verlängerte Zuckungskurven erhalten [4]), die vielleicht als Tetani zu deuten sind. Vgl. unten S. 514.

Eine zweite Art der Beanspruchung, die für die Erkenntnis der Eigenschaften des tätigen Muskels große Bedeutung hat, ist die auf Spannung. Sie liefert im Idealfalle die isometrische Kurve, in der der Muskel nur Spannungsänderungen, keine Längenänderungen durchläuft. Helmholtz hat bereits gezeigt [5]), daß einzelne Punkte des aufsteigenden Schenkels derselben aus Überlastungsversuchen gewonnen werden können, eine Aufgabe, die später von Santesson wieder aufgenommen worden ist [6]). Die unmittelbare und vollständige Aufzeichnung der Kurve ist von Fick unternommen worden [7]). Sein Verfahren ist verwandt mit der Myographie à ressort, die von Marey eingeführt wurde, um die Trägheit der Schreibvorrichtung zu vermindern [8]); aber erst Fick zeigte, daß diese Art der Schreibung eine Kurve von anderer Bedeutung liefert. Das Verfahren Mareys ist später von Santesson als sogenanntes auxotonisches zu anderen Zwecken wieder aufgenommen worden.

Das isometrische Verfahren stellt dem tätigen Muskel so große elastische Widerstände entgegen, daß er sich nicht merklich verkürzen kann. Die dabei auftretenden Spannungen werden verzeichnet. Natürlich darf das Resultat einer solchen Schreibung nicht ungeprüft hingenommen werden. Der Zeiger des isometrischen Hebels bewegt sich ebenso wie der Längenzeiger unter der Wirkung nicht nur der Muskel- und Federkraft, sondern auch der Trägheitskraft, Reibung und Schwere. Ohne Kenntnis der Konstanten des Systems ist daher eine Korrektur der Rohwerte der Kurven unmöglich. Da

---

[1]) z. B. Fick, Mechan. Arbeit und Wärmeentwickelung bei d. Muskeltätigkeit, S. 113. — [2]) Man vgl. Biedermann, Elektrophysiologie 1895, S. 49 bis 59; Funaoka, Verhandl. d. physikal.-med. Ges. Würzburg **37**, 1, 1904. — [3]) Rollett, Arch. f. d. ges. Physiol. **64**, 507, 1896; Lohmann, ebenda **91**, 338, 1902 und **92**, 387. — [4]) Arch. f. Physiol. 1884, S. 337. — [5]) Wiss. Abhandl. (2), S. 794. — [6]) Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 118, 1892. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **4**, 305, 1871. — [8]) Du Mouvement 1868, p. 246.

ferner der Muskel kleine Verkürzungen ausführen muß, um überhaupt einen Ausschlag des Spannungszeigers hervorzurufen, so wird es auch hier zweckmäßig sein, die korrigierte Kurve als Spannungskurve zu unterscheiden von der gedachten isometrischen. Wie weit die Spannungskurven sich einer isometrischen nähern können, ist nicht bekannt. Nicht einmal über die Form der Spannungskurven herrscht Übereinstimmung, indem die Versuchseinrichtungen bald einen breiten Gipfel, sogenanntes Plateau [1]), bald einen scharf gekrümmten zur Darstellung bringen [2]). Alle Beobachter kommen aber darin überein, daß die Spannungszuckung früher beendet ist als die Längenzuckung; ebenso wird die maximale Spannung früher erreicht als die maximale Verkürzung.

In der Mitte zwischen den möglichst reinen Längen- und Spannungskurven stehen jene, bei deren Zeichnung der Muskel sowohl Länge wie Spannung in mehr oder weniger erheblichem Maße und stetig verändert. Man kann diese Kurven als Wurf- oder Schleuderzuckungen zusammenfassen. Fick nennt sie Zuckungen mit trägen Massen und versteht unter Wurf- und Schleuderzuckungen solche mit Anfangshemmung [3]). Auch der Ausdruck Schwungzuckung wäre gangbar. Ihre Form ist außerordentlich wechselnd, indem sie sich einerseits bei abnehmendem Trägheitsmoment des schreibenden Systems den Längenkurven, bei wachsendem Trägheitsmoment den Spannungskurven nähern. Eine feste Abgrenzung dieser Kurvenformen wäre nur durch Übereinkommen möglich.

In allen Fällen, in denen ein wirklicher Wurf, d. h. eine vorübergehende Ablösung des Hebels vom Muskel stattfindet, besitzt die Kurve einen mittleren, den Zuckungsgipfel einschließenden Teil von der Gestalt einer Parabel mit aufrecht stehender Achse und um so längerem Parameter, je größer das Trägheitsmoment des bewegten Systems ist. Die Kurve kann dabei so gestreckt werden, daß ihr Gipfel 0,5 Sek. und mehr vom Reizmoment abliegt [4]). Selbstverständlich ist der Muskel lange vor Beendigung einer solchen Schleuderkurve aus der Erregung herausgetreten. Das in die Ausgangslage zurückfallende System findet daher den Muskel bereits völlig erschlafft und dehnt ihn über seine Ruhelänge, in die er dann unter Schwingungen zurückkehrt. Der Ort größter Beschleunigung rückt bei diesen Kurven mit wachsendem Trägheitsmoment näher an den Kurvenanfang heran [5]). Das Geschwindigkeitsmaximum wird immer kleiner und entfernt sich vom Reizmoment [6]).

Aus der Beschreibung der verschiedenen Zuckungsformen ist ersichtlich, daß die im tätigen Muskel stattfindende Änderung seiner mechanischen Eigenschaften je nach der Beanspruchung sehr verschieden verläuft. Trotzdem zeigen die Kurven gewisse gemeinsame Merkmale, die im folgenden näher betrachtet werden sollen.

1. In allen Kurven beginnt die Bewegung nicht im Augenblick des Reizes, sondern mit einer als Latenzzeit beschriebenen Verspätung. Dieselbe

---

[1]) Gad und Heymans, Arch. f. Physiol. Supplbd. 1889, S. 59. — [2]) Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. **55**, 621, 1894; S. Garten, ebenda **104**, 366, 1904. — [3]) Mechan. Arbeit und Wärmeentwickelung bei d. Muskeltätigkeit. — [4]) P. Starke, Abhandl. d. Ges. d. Wiss. Leipzig **16**, 1, 1890. — [5]) Santesson, Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 179, 1893. — [6]) Starke, a. a. O.; Clopatt, Finska Vet.-Soc. Förhandl. **40**, 1897.

ist namentlich von Tigerstedt einer sehr eingehenden Untersuchung unterzogen worden [1]). Er fand sie bei maximaler oder übermaximaler Reizung je nach der Temperatur zwischen 0,003 und 0,008 Sek., das Mittel zu 0,005; der kleinste Wert wurde bei einer Temperatur von ungefähr 29° beobachtet. Der Beginn der Bewegung wurde durch Öffnung eines unter der Hebelmitte angebrachten Kontaktes angezeigt. Tigerstedt bekam auf diese Weise kürzere Latenzen, als bei Ausmessung der Muskelkurve, was aus der Durchbiegung des Hebels verständlich ist [2]). Die Beobachtungen Tigerstedts stellten sicher, daß Latenzzeiten von 0,004 und weniger unter geeigneten Bedingungen beobachtet werden können. Die Latenzzeit ist bei maximaler oder übermaximaler Reizung merklich konstant und nahezu unabhängig von der Anfangsspannung. Der Einfluß des Trägheitsmomentes ist sehr gering. Dagegen wird sie deutlich länger, wenn der Reiz sich dem Schwellenwerte nähert [3]). Bezüglich der Art des Reizes wurde folgendes gefunden: Die Latenzzeit ist am kürzesten bei Reizung mit Öffnungsschlägen des Induktoriums, länger bei Schließungsschlägen, noch länger bei Schließung konstanter Ströme und am längsten bei Öffnung solcher [4]). Geschieht die Erregung des Muskels unter Vermittelung der Nervenenden, so verlängert sich die Latenz um mindestens 0,0013 Sek. [5]). Am wasserarmen Muskel sind die Latenzzahlen beträchtlich vergrößert [6]).

Die gefundenen Zahlen sind notwendig abhängig von der Erregungsleitung [7]). Je rascher sich die Erregung von dem Reizorte aus über den Muskel ausbreitet, desto größer ist die Beschleunigung des Hebels. Sehr groß dürfte indessen der Einfluß der Leitung unter normalen Umständen nicht sein, denn es gibt eine Reihe neuerer Bestimmungen, die als kürzeste Zeiten merklich übereinstimmende Werte ergeben haben, gleichgültig, ob die Verdickung des gereizten Querschnittes gemessen wurde [8]) oder die Verkürzung des ganzen Muskels [9]). Trotzdem sind alle gefundenen Werte aus mechanischen Gründen größer als die Latenz der formändernden Kräfte des Muskels [10]). Über die Abhängigkeit der Latenzzeit von der Temperatur siehe Tigerstedt [11]) und G. Weiss [12]).

2. Allen Muskelkurven ist gemeinsam, daß die größte Beschleunigung sehr bald nach Beginn der Bewegung auftritt [13]), daß sie nur einen Gipfel besitzen, der den auf- und absteigenden Ast der Kurve trennt und den mittleren nach oben konvexen Teil der Kurve bildet, während das Anfangs-

---

[1]) Arch. f. Physiol., Suppl. 1885, S. 111 bis 265. — [2]) Man vgl. auch Yeo, Journ. of Physiol. **9**, 396, 1888. — [3]) Man vgl. hierzu auch Biedermann, Wiener Sitzungsber. **79** (3), 27, 1879 und dessen Elektrophysiologie S. 186. — [4]) Tigerstedt, a. a. O. S. 176; Biedermann, Elektrophys., S. 164. — [5]) Bernstein, Arch. f. Physiol. 1882, S. 329; Boruttau, ebenda 1892, S. 454; Asher, Zeitschr. f. Biol. **31**, 203, 1894 und **32**, 473, 1895; Durig, Arch. f. d. ges. Physiol. **87**, 42, 1901; die entgegenstehende Angabe Hoisholts (Journ. of Physiol. **6**, 1, 1885) muß angezweifelt werden. — [6]) Durig, a. a. O. — [7]) Gad, Arch. f. Physiol. 1879, S. 250. — [8]) Burdon-Sanderson, Zentralbl. f. Physiol. **4**, 185, 1890; Journ. of Physiol. **18**, 117, 1895 und Textbook of Physiology ed. E. A. Schäfer, **2**, 381, Edinb. 1900. — [9]) Durig, Arch. f. d. ges. Physiol. **87**, 42, 1901. — [10]) Tigerstedt, a. a. O. S. 249; Gad, Arch. f. Physiol. 1879, S. 250 und 1890, S. 101; Cowl, ebenda 1889, S. 563. — [11]) A. a. O. S. 253. — [12]) Compt. rend. soc. de biol. 1900, 51. — [13]) Klünder, Arbeiten aus d. Kieler Physiol. Instit. 1869, S. 107; P. Starke, a. a. O.; Santesson, Skand. Arch. **4**, 135, 1893.

und Endstück nach oben konkav sind. Auf die jeder Schleuderzuckung nachfolgenden elastischen Schwingungen des schreibenden Systems sowie auf eventuelle dynamische Durchbiegungen des Hebels ist bei dieser Angabe nicht Rücksicht genommen.

3. Die Zuckungshöhe oder Hubhöhe, d. h. die Ordinate des Gipfelpunktes, ist von folgenden Einflüssen abhängig: von der Länge und Anordnung der Fasern im Muskel, von der Reizstärke, von den Spannungen, die während der Zuckung und vor derselben auf den Muskel einwirken und endlich von der vorherigen Tätigkeit des Muskels.

Über die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Reizstärke liegt eine eingehende, die Literatur berücksichtigende Untersuchung von Tigerstedt und Willhard vor[1]). Sie reizten den nur wenig gespannten Muskel teils direkt, teils indirekt mit genau dosierten, konstanten oder induzierten Strömen und fanden zwischen dem minimalen und maximalen Reiz ein zuerst sehr rasches, dann immer langsameres Ansteigen der Hubhöhe. Der maximale Reiz betrug das 2- bis 12-fache des minimalen. Im wesentlichen gleiche Resultate hatte früher Tigerstedt bei indirekter mechanischer Reizung erhalten[2]). Der Maximalreiz war dort sechs- bis siebenmal stärker als der minimale.

Im Jahre 1885 zeigte v. Kries, daß bei Verstärkung der Reize die Hubhöhen für große und kleine Lasten nicht proportional wachsen, vielmehr der Quotient $\frac{\text{Hubhöhen bei kleiner Last}}{\text{Hubhöhen bei großer Last}}$ bei den schwächsten Reizen den größten Wert besitzt und ungefähr dem Belastungsverhältnis gleich wird: mit anderen Worten: Zuckungshöhe und Belastung sind bei schwächster Reizung einander annähernd umgekehrt proportional[3]). Bei maximalen oder nahezu maximalen Reizen sind die Unterschiede in den Zuckungshöhen bei kleiner und großer Last viel geringer, der fragliche Quotient nähert sich dem Werte 1 und kann selbst kleiner als 1 werden. Unter Berücksichtigung des Hermannschen Satzes, daß die Reizschwelle unabhängig ist von der Belastung[4]) folgt, daß die Kurve, welche die Abhängigkeit der Hubhöhen von den Reizstärken darstellen soll, für große und kleine Lasten nicht dieselbe ist[5]). Die für den Quotienten der Zuckungshöhen aufgestellten Regeln zeigten sich auch für den ermüdeten Muskel in vollem Umfange, für die Reizung vom Nerven aus wenigstens qualitativ gültig.

Durch diese Versuche angeregt, hat dann Santesson die Angelegenheit nochmals aufgenommen und die Angaben von Tigerstedt und v. Kries in weitem Umfange bestätigt[6]). Speziell wurde die Art des Ansteigens der Zuckungshöhen mit wachsendem Reiz von der Belastung abhängig gefunden, wie dies auf Grund der Erfahrungen von v. Kries zu gewärtigen war. Nicht berücksichtigt ist diese Abhängigkeit von Wertheim-Salomonson[7]), nach welchem die Muskelleistung eine logarithmische Funktion der Reizgröße ist. Nach Lucas[8]) wirkt die Reizverstärkung durch Erregung einer größeren Zahl von Fasern.

---

[1]) Mitt. vom physiol. Laboratorium d. caroling. med.-chirurg. Inst. Stockholm **1** (3) 1883. — [2]) Studien über mechan. Nervenreizung, Helsingfors 1880, S. 80. — [3]) Arch. f. Physiol. 1885, S. 67. — [4]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861, S. 369; Nicolai, Arch. f. Physiol. 1905, S. 493. — [5]) v. Kries, a. a. O. S. 78. — [6]) Skand. Arch. f. Physiol. **3**, 381—436, 1891 und **4**, 62, 1892. — [7]) Ann. d'electrobiol. **5**, 637, 1902. — [8]) Journ. of Physiol. **33**, 125, 1905.

Die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Spannung läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Hubhöhen mit steigender Last fortschreitend, aber langsam abnehmen. Diese Aussage ist im allgemeinen zutreffend; sie erleidet indessen Ausnahmen, indem sehr häufig beim Übergang von den schwächsten zu etwas stärkeren Belastungen die Hubhöhe zunächst zunimmt [1]). Die Angabe Tschermaks [2]), daß die Verdickungskurve des Muskels höher wird, wenn ein dem schreibenden benachbarter Querschnitt belastet, d. h. zusammengedrückt wird, ist wahrscheinlich so zu verstehen, daß sich die Deformation bis zu dem schreibenden Querschnitt erstreckt hat.

Wesentlich deutlicher tritt die Zunahme der Hubhöhe mit (bis zu gewissen Grenzen) steigender Anfangsspannung hervor, wenn man den Muskel auxotonisch arbeiten läßt, d. h. ihn zwingt eine Feder zu deformieren. Hierbei steigt die Spannung bis zum Kurvengipfel [3]). Auch bei dem sogenannten Überlastungsverfahren, das im allgemeinen eine für die Hebung von Lasten ungünstige Beanspruchung darstellt, ist der fördernde Einfluß höherer Spannung nachweisbar [4]). Bei gleicher Überlastung wird die Zuckung um so höher, je größer — innerhalb gewisser Grenzen — die Anfangsspannung gewesen ist [5]). Es ist möglich, aber nicht erwiesen, daß der fördernde Einfluß der Anfangsspannung in allen genannten Fällen lediglich darin besteht, eine gleichmäßige Beanspruchung aller Fasern des Muskels herbeizuführen. Kleine Gewichte spannen nämlich nur einen Teil der Fasern (s. oben S. 432). Der Rest der Fasern arbeitet gewissermaßen mit Überlastung. Weitere Angaben über die Beeinflussung der Zuckungshöhe durch die vor und während der Zuckung einwirkenden Spannungen werden unten S. 446 folgen. Ebenso kann die Bedeutung der vorgängigen Tätigkeit des Muskels erst später Berücksichtigung finden.

1. Die absolute Muskelkraft.

Aus den vorstehenden Beobachtungen und noch mehr aus später mitzuteilenden folgt, daß das von Ed. Weber eingeführte Maß für die sogenannte absolute Muskelkraft [6]), nämlich das Gewicht, das den erregten Muskel bis zu seiner natürlichen Länge (Länge des ruhenden unbelasteten Muskels) dehnt, nicht eindeutig ist, weil der Widerstand, den der erregte Muskel seiner Dehnung entgegensetzt von zahlreichen Bedingungen abhängig ist. Die Webersche Definition ist allerdings für den tetanisch erregten Muskel gemeint. Der Einwand gilt aber für diesen in gleichem Maße, weil der tetanische Zustand keineswegs als ein konstanter gelten kann.

Eine andere Definition der absoluten Kraft setzt sie gleich dem Gewicht, das frei an den Muskel gehängt seine Verkürzung verhindert, d. h. beim Übergang in den erregten Zustand von ihm nicht gehoben werden kann. Eine solche Bestimmung scheitert daran, daß der Muskel Gewichte noch hebt, die

[1]) Fick, Beitr. z. vgl. Physiol., Braunschweig 1863, S. 52; Heidenhain, Mechan. Arbeit usw., Leipzig 1864, S. 113; Marey, Du Mouvement, 1868, p. 361; v. Frey, Arch. f. Physiol., 1887, p. 195; Santesson, Skand. Arch. f. Physiol. **1**, 3, 1889 u. **3**, 381, 1892. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **91**, 217, 1902. — [3]) Santesson, Skand. Arch. f. Physiol. **1**, 31 ff., 1889 u. **3**, 404, 1892. — [4]) Rosenthal, Arch. f. Physiol., 1880, S. 196. — [5]) Santesson, Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 46, 1893. — [6]) Wagners Handwörterb. **3**, II, 86, Braunschweig 1846.

ihn zerreißen[1]). In neuerer Zeit hat O. Frank in seinen Studien zur Dynamik des Herzmuskels[2]) vorgeschlagen, als Kennzeichen für die absolute Muskelkraft das absolute Maximum einer Schaar von Spannungskurven (isometrischen Kurven) zu wählen. Daß ein solches existiert, muß nach den Beobachtungen von A. Fick[3]) u. a.[4]) angenommen werden.

Die verschiedenen Auffassungen und die Vieldeutigkeit des Begriffes der absoluten Muskelkraft machen die angewandten Methoden schwer vergleichbar und lassen verständlich erscheinen, daß sehr verschiedene Werte — 0,4 bis 10 kg/qcm — gefunden worden sind[5]). Weitere Bestimmungen wurden seitdem ausgeführt von Feuerstein[6]) an Frosch- und Krötenmuskeln und von Hermann für den menschlichen Wadenmuskel[7]), für den er 6,24 kg/qcm fand. Über den Mechanismus des Zehenstandes, auf den die letztere Bestimmung sich stützt, vergleiche man O. Fischer[8]). Viel größere Werte sind an Muskeln wirbelloser Tiere gefunden worden[9]).

2. Die Arbeit der Muskelzuckung.

Der oben angeführte Satz, daß nur bei schwächster Reizung Hubhöhe und Last annähernd verkehrt proportional sind, während bei starken Reizen die Unterschiede der Hubhöhen für verschiedene Lasten gering sind (S. 440), führt zu der Folgerung, daß im allgemeinen mit wachsender Last die Muskelarbeit zunimmt. In der Tat zeigt der Versuch, daß erst bei relativ großen Lasten die Hubhöhe so klein wird, daß das Produkt beider wieder abnimmt. Werden die Hubhöhen für verschiedene Lasten eingetragen in ein Koordinatensystem, dessen Abszissen den Lasten proportional sind, so lassen sich, wie O. Wiener gezeigt hat[10]), durch einfache Konstruktionen die Punkte der Kurve finden, denen maximale Arbeitswerte entsprechen.

Die Abhängigkeit der Zuckungsarbeit von den Spannungen, die der Muskel während seiner Zuckung durch träge Massen oder andere Hemmnisse erfährt, ist von Fick schon im Jahre 1867 untersucht worden. Viel eingehender kommt er in seiner Monographie „Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit", Leipzig 1882, auf diese Frage zurück. Er zeichnet die durch träge Massen verzögerte Zuckung hinein in ein Schaar möglichst reiner Längenkurven von verschiedener Spannung und bestimmt hieraus die im Verlauf der verzögerten Zuckung vermutlich vorwaltenden Spannungen sowie die zu erwartende Arbeitsleistung. Diese errechnete bzw. konstruierte Arbeit vergleicht er dann mit der wirklich geleisteten und findet letztere häufig erheblich größer. Er schließt daraus im Gegensatz zu seinen Anschauungen von 1867, daß die Spannung des Muskels in einem gegebenen Augenblicke seiner Zuckung nicht eine eindeutige Funktion seiner jeweiligen

[1]) Carvallo u. Weiss, Arch. f. d. ges. Physiol. 75, 591, 1899. — [2]) Zeitschr. f. Biol. 32, 370, 1895. — [3]) Mechan. Arbeit u. Wärmeentwickelung b. d. Muskeltätigkeit, S. 131 ff. — [4]) M. Levy, Dissert., Berlin 1886; Blix, Skand. Arch. f. Physiol. 5, 177, 1894; Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. 96, 413, 1903. — [5]) Hermann, Handb. d. Physiol. 1 (1), 64, Leipzig 1879. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 43, 347, 1888. — [7]) Ebenda 73, 429, 1898. — [8]) Arch. f. Anat. 1895, S. 110 und Wundts Philosoph. Studien 19, 128, 1902. — [9]) Man vgl. Plateau, Bull. de l'acad. de Belgique (3), 6 u. 7 (1884); Camerano, Arch. ital. de biol. 17 (1892) u. 19 (1893). — [10]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 27, 255, 1890.

Länge sein kann, eine Folgerung, die durch seine Erfahrungen über die bei den Spannungs- (isometrischen) Zuckungen auftretenden Kräfte durchaus bestätigt wird.

Später hat P. Starke[1]) die Bedeutung des Trägheitsmomentes systematisch untersucht. Er konnte bei konstanter Anfangsspannung und wachsendem Trägheitsmomente die Arbeit auf ungefähr das vierfache des Wertes bei dem kleinsten Trägheitsmomente steigern, und sah gleichzeitig den ersten Wendepunkt der Kurve immer höher empor- und vom Kurvenanfang abrücken. Über Starkes Wärmemessungen siehe unten S. 493.

In den Jahren 1889 bis 1893 hat Santesson die auf die Arbeitsleistung Einfluß nehmenden Bedingungen einer sehr sorgfältigen Untersuchung unterworfen, indem er den Muskel teils mit möglichst konstanter Spannung, teils gegen eine Feder (auxotonisch) oder endlich mit Überlastung arbeiten ließ. Auch Hebung der Last unter Zwischenschaltung eines elastischen Verbindungsstückes wurde untersucht[2]). Der begünstigende Einfluß auf die Zuckungshöhe, die der Verfasser bei verstärkter Belastung bzw. größeren Spannungszuwüchsen während der Zuckung beobachtet hat (s. oben), kommt natürlich auch in der Arbeitsleistung zum Ausdruck. Arbeitet der Muskel bei konstanter und hoher Anfangsspannung gegen verschieden starke Federn, so beobachtete Santesson ziemliche Konstanz der mechanischen Arbeit[3]). Dies dürfte damit zusammenhängen, daß bei den großen Anfangsspannungen die Hubhöhen und damit auch die Spannungszuwüchse während der auxotonischen Zuckung klein werden[4]). Endlich hat Santesson[5]) noch die Arbeitsleistung bei dem Überlastungsverfahren mit dem bei Auxotonie und freier Belastung verglichen und sie in Übereinstimmung mit den älteren Versuchen von Heidenhain und Place stets geringer gefunden als bei den letzteren Arten der Beanspruchung. Die Differenz zwischen der Zuckungsarbeit bei freier Belastung und der Arbeit bei Überlastung (Arbeitsdefizit) ist um so größer, ein je größerer Teil der schließlichen Spannung von dem Muskel erst während der Zuckung entwickelt wird, mit anderen Worten, je später er in die Verkürzung eintreten kann[6]).

Während bei dem Überlastungsverfahren der Muskel erst in die Verkürzung eintritt, wenn er die Spannung des Überlastungsgewichtes erreicht hat, ließ Erich Meyer unter der Leitung Bernsteins[7]) den Muskel zunächst an einem leichten Hebel angreifen und nach einer gewissen beliebig einstellbaren Wegstrecke noch an einem zweiten stärker belasteten und trägen Hebel, wie dies ähnlich schon früher Sogalla[8]) getan hatte. Meyer fand, daß bei dieser „ditonischen“ Zuckung mehr Arbeit geleistet werden kann, als bei der monotonischen, und zwar um so mehr, je früher die zweite Last gehoben wird. Dies gilt jedoch nur, solange maximale oder nahe maximale Reize einwirken; bei minimaler Reizung ist die Arbeit der ditonischen Zuckung geringer, entsprechend dem oben über die Wirkung der Reizstärke ausgeführten[9]).

---

[1]) Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wissensch. **16**, 1, 1890. — [2]) Skand. Arch. f. Physiol. **1**, 3; **3**, 381; **4**, 46. — [3]) Ebenda **1**, 45, 1889. — [4]) Santesson, a. a. O. S. 69. — [5]) Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 46, 1893. — [6]) A. a. O. S. 77. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **69**, 593, 1898. — [8]) Dissert. Würzburg 1889. — [9]) Man vgl. hierzu auch R. Reuter, Dissert. Würzburg 1899 u. Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 354, 1900.

Bestimmungen der Muskelarbeit mittels der von Blix[1]) sowie von Schenck[2]) angegebenen Indikatoren sind bisher nur vereinzelt ausgeführt worden.

Zur Aufspeicherung der Arbeit von Froschmuskeln kann außer dem bekannten Arbeitssammler von Fick[3]) auch eine von Rosenthal angegebene Einrichtung[4]) dienen. In origineller Weise ist Ficks Arbeitssammler von Metzner[5]) benutzt worden, um den Muskel auf der Höhe der Zuckung zu entlasten.

Die Bestimmung von Arbeitswerten ist auch eine der Aufgaben der ergographischen Methode, wie sie von A. Mosso zum Studium der Ermüdungserscheinungen beim Menschen eingeführt[6]) worden ist und seitdem vielfache Verwendung gefunden hat. Die mechanischen Bedingungen, unter denen hierbei die Muskeln arbeiten, sind sehr verwickelte, so daß sich genauere Angaben über die Natur des Verkürzungsvorganges und seine Beziehungen zur geleisteten Arbeit nicht machen lassen. Die Anzahl der Muskeln, die teils synergetisch, teils antagonistisch an der gewählten Bewegung teilnehmen, ist nicht bekannt. Man vergleiche hierzu das kritische Referat von G. E. Müller[7]) sowie die Abhandlung von R. Müller[8]). Die Methode ist daher für Fragen aus dem Gebiete der Muskelphysik vorerst nicht verwendbar; sie erweist sich dagegen als sehr nützlich, wo es gilt den allgemeinen Zustand des motorischen Apparates unter wechselnden physiologischen, psychologischen oder pathologischen Bedingungen vergleichend zu prüfen. Auf derartige Aufgaben kann hier nicht eingegangen werden. In bezug auf die Technik ergographischer Versuche sei auf die folgenden Abhandlungen verwiesen:

A. Fick, Arch. f. d. ges. Physiol. **41**, 176, 1887; **45**, 297, 1889; **60**, 578, 1895. Schenck, ebenda **82**, 384, 1900. — Mosso u. Schüler i. d. Arch. ital. de biol. u. Arch. f. Physiol. 1890. Lombard, Journ. of Physiol. **13**, 1, 1893 u. **14**, 97, 1894. Treves, Arch. f. d. ges. Physiol. **78**, 163, 1899; **88**, 7, 1902; Arch. di Fis. **2**, 337, 1905. — Kräpelins psychol. Arbeiten. — Zoth, Arch. f. d. ges. Physiol. **62**, 345, 1896. — Binet u. Vaschide, L'année psychol. 1898, p. 263. — Joteyko, Trav. de l'institut Solvay **4** (1900). — Franz, Amer. Journ. of Physiol. **4**, 348, 1900. — Hough, ebenda **5**, 240, 1901. — Storey, ebenda **8**, 355, 1903. — Holmes, Journ. of Amer. med. Assoc. 19. Dec. 1903. — Hellsten, Skand. Arch. f. Physiol. **16**, 139, 1904.

Zur Messung der von größeren Muskelmassen geleisteten Arbeiten dienen entweder Tretwerke oder Dynamometer bzw. Ergometer, wie sie von Fick[9]), d'Arsonval[10]), Zuntz[11]), Johansson[12]), Atwater u. Benedict[13]), Blix[14]) u. a. angegeben worden sind, vgl. unten S. 478.

3. Die Verdickungskurven und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung im Muskel.

Die meisten der im vorstehenden aufgezählten Eigentümlichkeiten der Längenkurven können auch an Verdickungskurven nachgewiesen werden. Man legt zu dem Ende quer über den in eine passende Rinne gelagerten und mäßig gespannten Muskel einen leichten Hebel; auch Luftübertragung sowie

[1]) Skand. Arch. f. Physiol. **3**, 295, 1891 u. **5**, 150 u. 173, 1894. — [2]) Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1899 u. Fleischer, Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 360, 1900. — [3]) Unters. a. d. physiol. Laborat. d. Züricher Hochschule, Wien 1869, S. 5; Ges. Schrift. **2**, 205. — [4]) Arch. f. Physiol., 1880, S. 187. — [5]) Ebenda 1893, Suppl., S. 130. — [6]) Ebenda 1890, S. 89. — [7]) Zeitschr. f. Psychol. **1**, 187 ff., 1893. — [8]) Philos. Studien **17**, 1, 1901. — [9]) Arch. f. d. ges. Physiol. **50**, 189, 1891. — [10]) Compt. rend. Soc. Biol., 1895, p. 529. — [11]) Arch. f. Physiol. 1899, S. 375. — [12]) Skand. Arch. f. Physiol. **11**, 273, 1901. — [13]) U. S. Dep. of Agricult., Bull. No. 136, p. 30, 1903. — [14]) Skand. Arch. f. Physiol. **15**, 122, 1904.

Spiegelung sind zur Aufschreibung verwendet worden. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber der Längenschreibung ist nur insofern gegeben, als die Geschwindigkeit der Erregungsleitung keinen oder doch einen meist zu vernachlässigenden Einfluß auf die Kurve hat, weil nur die Formänderung des kurzen vom Hebel berührten Muskelstückes zur Darstellung gelangt.

Im Gegensatz hierzu wird die Längenkurve eine Formänderung anzeigen, solange irgend ein Querschnitt des Muskels sich in Erregung befindet. Am auffälligsten tritt der Unterschied zwischen den beiden Kurven zutage, wenn die Fortpflanzung der Erregung im Muskel sehr langsam vor sich geht oder ganz aufgehoben ist. Die Formänderung, die dann auf den gereizten Ort beschränkt ist (idiomuskulärer Wulst, Schließungsdauerkontraktion), kommt in der Längenkurve stets zum Ausdruck, in der Dickenkurve aber nur, sofern der schreibende Hebel dem verdickten Querschnitt aufliegt.

Werden zwei Hebel über den Muskel gelegt, so kann die Geschwindigkeit der Erregungsleitung ermittelt werden, indem der Abstand der beiden Hebel durch die Verspätung der einen Kurve dividiert wird. Nach diesem Verfahren liegen aus neuerer Zeit Versuche von Rollett[1]) vor, die für den roten M. cruralis des Kaninchens Werte von 3 bis 3,4 m/sec, für den weißen M. semimembranosus 5,4 bis 11,3 m/sec im frischen Zustande ergaben, was mit den älteren Angaben gut stimmt[2]).

Ein anderes Verfahren besteht darin, daß man mit nur einem Hebel Längen- oder Dickenkurven schreibt und einmal in nächster Nähe des Hebels, das andere Mal entfernt davon reizt. Nach diesem Plane haben Engelmann und Woltering die Frage untersucht, ob die Geschwindigkeit der Erregungsleitung von der Reizstärke beeinflußt wird und sie in weiten Grenzen davon unabhängig gefunden[3]). Gewisse methodische Schwierigkeiten, die der Lösung der Aufgabe entgegen stehen, sind in sinnreicher Weise überwunden worden. Hierbei konnte auch die nachteilige Wirkung der Präparation des Muskels auf seine Leitungsgeschwindigkeit sehr deutlich gezeigt werden, indem dieselbe von 4,3 m/sec für den in situ befindlichen Muskel auf 2,1 m/sec für den präparierten herabging. Die Verfasser fanden als höchste Werte für möglichst frische Sartorien die Leitungsgeschwindigkeiten 5,4 und 5,9 m/sec und glauben, daß 6 m/sec als normaler Wert angesetzt werden darf[4]).

Über die Bevorzugung einer Leitungsrichtung am einseitig gekühlten Muskel siehe unten S. 460. Auf erleichterte Leitung in physiologischer, vom Nervenende sich entfernenden Richtung scheinen Beobachtungen von Asher zu deuten[5]). Messungen der Leitungsgeschwindigkeit mit Hilfe des Aktionsstromes sind unten S. 529 ff. angeführt.

4. Die Beziehungen zwischen den elastischen und kontraktilen Kräften des Muskels.

Die Änderung der mechanischen Eigenschaften des Muskels beim Übergang aus der Ruhe in die Tätigkeit ist von Ed. Weber dahin gedeutet worden, daß der Muskel durch die Erregung, die in seinen Versuchen stets eine

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 52, 227, 1892. — [2]) Man vgl. Hermann, Handb. 1 (1), 52; Biedermann, Elektrophys., S. 126 ff. u. Rollett, a. a. O.; ferner Zentralblatt f. Biol. 11, 184, 1891 u. Denkschr. d. Wien. Akad. 58, 56, 1891. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. 66, 574, 1897. — [4]) A. a. O. S. 590. — [5]) Zeitschr. f. Biol. 34, 447, 1896.

tetanische war, in einen Körper von anderer Gestalt und anderen elastischen Eigenschaften verwandelt wird[1]). Diese Deutung wurde von Hermann[2]) und namentlich von Fick in seinen „Untersuchungen über die Muskelarbeit" [3]) auf die Vorgänge bei der Zuckung übertragen, trotz der anscheinend widersprechenden Ergebnisse Heidenhains[4]). Fick hielt zunächst an dieser Auffassung noch fest, nachdem er den verschiedenen zeitlichen Verlauf der Längen- und Spannungszuckung gefunden hatte[5]). Die Unzulänglichkeit des Schemas von Weber wurde zuerst von v. Kries aufgedeckt[6]). Er fand, daß die elastischen Eigenschaften des tätigen Muskels in keinem Momente des Zuckungsablaufes als eindeutig bestimmte betrachtet werden können und daß alle Eingriffe, die den tätigen Muskel elastisch beanspruchen, auch auf die Entwickelung der kontraktilen Kräfte modifizierend einwirken. Seine Versuche, bei denen möglichst reine Längenzuckungen verzeichnet wurden, deuten darauf hin, daß durch die Erregung der Zustand des Muskels in derselben Richtung verändert wird, wie durch die Entlastung. Wird also der Muskel zu Beginn der Zuckung unter stärkere Spannung gebracht bzw. zuerst festgehalten, und dann frei gegeben (Zuckung mit Belastungswechsel[7]), so bleibt die Verkürzung stets geringer als bei der Zuckung ohne Anfangshemmung[8]). Wird andererseits der Muskel unterstützt, so daß er die Zuckung mit geringerer Spannung beginnt, so kommt dies seiner Verkürzung zu gute, indem diese nicht nur höhere Grade erreicht als bei freier Belastung, sondern auch rascher abläuft. Der Beschleunigung des Zuckungsablaufes bei der Unterstützung steht die Verzögerung bei der Anfangshemmung gegenüber[9]). Man kann die Wirkung der Unterstützung auf die Verkürzung auch ausdrücken durch den Satz, daß der momentan gereizte Muskel um so höhere Verkürzungswerte erreicht, je weniger Arbeit er während der Zuckung leistet.

Fällt die Lastverminderung mit dem Zuckungsbeginn zusammen, so treten die durch die beiden Anlässe bedingten Verkürzungsvorgänge nicht gleichzeitig und sich summierend in Erscheinung, sondern die Kurven lassen eine erste Verkürzung infolge der Entlastung und eine zweite infolge des Reizes erkennen[10]). Der Reiz ist also nicht imstande, den durch die Entlastung bedingten Bewegungsvorgang zu steigern, er ist gewissermaßen für die Dauer dieses Vorganges ausgeschaltet. Erst hinterher kommt er zur Geltung und ist dann weniger wirksam. Hieraus ist ersichtlich, daß man nicht berechtigt ist, den Anteil der elastischen und kontraktilen Kräfte bei irgend einer Zuckung voneinander zu trennen, sie verschiedenen Bestandteilen des Muskels zuzuweisen und die ersteren nach den Verhältnissen am ruhenden Muskel zu beurteilen.

Inzwischen war aber auch Fick über seinen früheren Standpunkt hinausgekommen auf Grund umfangreicher Untersuchungen, deren Ergebnisse er

---

[1]) Wagners Handwörterb. 3 (2), 110, Braunschweig 1846. — [2]) Arch. f. Anat. u. Physiol., 1861, S. 383. — [3]) Basel 1867; Ges. Schrift. 2, 118. — [4]) Mechanische Leistung usw., Leipzig 1864. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. 4, 301, 1871. — [6]) Arch. f. Physiol. 1880, S. 348. — [7]) A. a. O. S. 367. — [8]) Über gewisse Ausnahmen von dieser Regel vgl. man Sogalla, Dissert. Würzburg 1889 u. Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. 50, 166, 1891. — [9]) Man vgl. hierzu auch die Beobachtungen von Schenck u. Freisfeld, Arch. f. d. ges. Physiol. 57, 606, 1894; Erich Meyer, ebenda 69, 610, 1898; Lucas, Journ. of Physiol. 30, 443, 1904. — [10]) A. a. O. S. 369.

in dem Buche „Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit“, Leipzig 1882, niederlegte. Aus dem verschiedenen Verlauf der Dehnungskurve des tetanisierten Muskels, je nachdem sie bei steigender oder sinkender Spannung (mittels des ersten Blixschen Indikators) gezeichnet wird [1], aus der Arbeitsleistung des tetanisierten Muskels mit und ohne Anfangshemmung [2], namentlich aber aus dem Vergleich der Spannungswerte, die der Muskel in bestimmten Momenten der Längen-, Schleuder- und Spannungszuckung für ein und dieselbe Länge erreicht [3], ergibt sich ihm, daß zwischen Zeit, Länge und Spannung des Muskels keine allgemein gültige Beziehung besteht [4]. Die Spannung hängt außer von Zeit und Länge auch noch von dem ab, was in der vorangegangenen Zuckungszeit geschehen ist [5].

Im Jahre 1892 ist v. Kries neuerdings auf diese Fragen zurückgekommen [6]. Um zu erfahren, wie Verkürzungs- und Spannungsentwickelung in jedem Moment der Zuckung miteinander verknüpft sind, schreibt er „Wechselzuckungen“, d. h. er unterbricht an einem beliebig wählbaren Punkte, dem Umschlagspunkte, den aufsteigenden Ast der Längenkurve und zwingt den Muskel von da ab nur Spannungen zu entwickeln. Durch ein entsprechend geändertes Verfahren bewirkt er andererseits, daß die Spannungskurve in eine Längenkurve umschlägt. Nimmt man an, daß die durch die veränderte Zuckungsweise bedingten, verstärkenden oder hemmenden Einflüsse auf die Tätigkeit des Muskels zu ihrer Entwickelung einer gewissen Zeit bedürfen, so können die Verkürzungsgeschwindigkeiten unmittelbar vor dem Umschlagspunkt und die Spannungsgeschwindigkeit unmittelbar hinterher aufeinander bezogen und ihr Quotient als Ausdruck der in dem betreffenden Augenblick bestehenden „scheinbaren Dehnbarkeit“ des Muskels betrachtet werden. Die Versuche ergaben, daß ein zunächst auf Spannung (in Form der Überlastung) beanspruchter Muskel im Fortgang der Zuckung immer kleinere Quotienten (geringere scheinbare Dehnbarkeit) zeigt, daß er mit anderen Worten immer weniger befähigt ist Verkürzungen zu leisten, während seine Fähigkeit, Spannungen zu erzeugen, relativ bedeutend bleibt.

Läßt man dagegen eine Längenzuckung in eine Spannungszuckung umschlagen, so erhält man teils wachsende, teils merklich konstant bleibende Quotienten (scheinbare Dehnbarkeiten), je nachdem man den Umschlag bei verschiedener Länge aber gleicher Anfangsspannung oder bei stets derselben Länge aber verschiedener Spannung herbeiführt (Anschlagszuckungen erster und zweiter Kombination). Man kann den Tatbestand auch ausdrücken durch den Satz, daß ein auf Verkürzung beanspruchter Muskel im Fortgang der Zuckung immer geeigneter erscheint Verkürzung, und immer weniger Spannung zu leisten. Nimmt man die scheinbare Dehnbarkeit als wirkliche, so würde diese während des Zuckungsanstieges sowohl wachsen wie abnehmen (eventuell konstant bleiben) können, je nach der Art der Beanspruchung des Muskels.

Zum Verständnis dieser Ergebnisse weist v. Kries auf die oben S. 432 erwähnten Betrachtungen Dresers hin. Läßt man z. B. einen zuckenden Muskel gegen eine Hemmung anschlagen und damit Spannung entwickeln, so

---

[1]) A. a. O. S. 27. — [2]) A. a. O. S. 79. — [3]) A. a. O. S. 110—138. — [4]) A. a. O. S. 138. — [5]) A. a. O. S. 119. — [6]) Arch. f. Physiol. 1892, S. 1.

werden daran voraussichtlich um so weniger Fasern teilnehmen, je kürzer der Muskel im Momente des Umschlages ist. Man wird unter solchen Umständen eine geringe Spannungsentwickelung, also eine große scheinbare Dehnbarkeit (und eine geringe Steigerung der chemischen Umsetzungen) erwarten dürfen.

Später hat Schenck durch ein Verfahren, das den Anschlagszuckungen erster Art nach v. Kries verwandt ist[1]), sowie durch den Vergleich von Längen- und Überlastungszuckungen[2]) Ergebnisse erhalten, welche die einschlägigen Resultate v. Kries zu bestätigen scheinen. Es ist indessen zu berücksichtigen, daß bei den Versuchen von v. Kries die (scheinbare) Dehnbarkeit abgeleitet wurde aus dem Verhältnis der Steilheiten zweier im Umschlagspunkt zusammenstoßender Kurvenstücke, während bei Schenck Kurvenstücke verglichen werden, die zeitlich mehr oder weniger weit von dem Umschlagspunkt oder einem anderen gemeinschaftlichen Punkte entfernt sind. Unter diesen Umständen ist die Beziehung der verglichenen Kurvenstücke zueinander unsicher, da sie beeinflußt sein muß durch das, was in der Zwischenzeit vor sich gegangen ist. Wie außerordentlich verwickelt sich hierdurch aber die Bedingungen gestalten, geht eben aus den Versuchen Schencks hervor, indem sie lehren, daß in einem bestimmten Augenblicke der Zuckung und für eine gegebene Länge des tätigen Muskels die Spannung und die aus dem Vergleich mit der Längenzuckung erschlossene sogenannte Dehnbarkeit sehr verschiedene Werte annimmt, je nach der vorgängigen Beanspruchung des Muskels. Aus denselben Gründen haben auch die Versuche über die Dehnbarkeit des tetanisch (chemisch oder elektrisch) erregten Muskels Schenck[3]) allgemein gültige Ergebnisse nicht liefern können. Dasselbe gilt natürlich auch von den älteren Versuchen dieser Art, wie sie von E. Weber, A. Fick[4]), Blix[5]) u. a. angestellt worden sind.

Eine Reihe von Arbeiten hat Schenck dem Einfluß von Spannungsänderungen auf den Kontraktionsakt gewidmet. Am bemerkenswertesten dürften die Versuche sein, bei welchen die Längenzuckung an beliebigen Punkten ihres Verlaufes durch kurzdauernde Dehnungen unterbrochen wurde[6]). Durch den Eingriff wird der Rest des Verkürzungsvorganges nicht nur nach seiner Größe, sondern auch nach seiner Dauer eingeschränkt, während bei den Zuckungen mit Anfangshemmung, in Übereinstimmung mit v. Kries, die Dauer meist verlängert ist[7]). Wie die Längenzuckung durch plötzliche Längenänderungen beeinträchtigt wird, so die Spannungszuckung durch plötzliche Spannungsänderungen. Die Wirkung ist, wie jüngst Seemann[8]) gezeigt hat, am auffälligsten in der Gegend des Gipfels der Kurve.

Die theoretischen Folgerungen, die Schenck daraus gezogen hat, haben ihn vielfach in Gegensatz gebracht mit den Auffassungen von v. Kries, Gad u. Kohnstamm, Blix u. Kaiser. Es wird sich weiter unten Gelegenheit bieten auf einen

[1]) Festschr. f. A. Fick, Braunschweig 1899, S. 1. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 347, 1900. — [3]) Ebenda **79**, 342 u. **81**, 595, 1900. — [4]) Mechan. Arb. u. Wärmeentwickelung b. d. Muskeltätigkeit. — [5]) Skand. Arch. f. Physiol. **5**, 173, 1894. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 77, 1895. — [7]) Weitere einschlägige Arbeiten Schencks sind die folgenden: Arch. f. d. ges. Physiol. **50**, 166, 1891; **53**, 394, 1893; Zentralbl. f. Physiol. 7, 549, 1893; Arch. f. d. ges. Physiol. **55**, 175 u. 626, 1893; **57**, 606; **59**, 395, 1894; **62**, 499; **63**, 355; **65**, 316, 1896; **67**, 492, 1897; **71**, 604; **72**, 186, 1898. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. **106**, 420, 1905.

Teil der einschlägigen Literatur zurückzukommen. Es dürfte indessen kaum zweifelhaft sein, daß die vorliegenden Erfahrungen zu einem tieferen Eindringen in die Natur des Verkürzungsvorganges noch nicht ausreichen. Es muß auch berücksichtigt werden, daß die für solche Versuche nötigen plötzlichen Spannungsänderungen an die Leistungsfähigkeit der registrierenden Apparate sehr hohe Anforderungen stellen, so daß die gewonnenen Kurven erst nach geschehener Korrektur eine eingehende Diskussion gestatten. In wie hohem Grade kleine Änderungen des Trägheitsmomentes die Form einer Anschlagszuckung verändern können, ist von Lucas gezeigt worden[1]).

5. Veränderung der Zuckung durch frühere Erregungen. Der dauernd tätige Zustand oder Tetanus des Muskels.

Wie das Beispiel des Herzens zeigt, kann ein ausreichend ernährter Muskel viele Jahre hindurch gleichbleibende Arbeit leisten in Gestalt von regelmäßig aufeinanderfolgenden, übereinstimmend verlaufenden Zuckungen. Bei den nicht automatisch tätigen Muskeln läßt sich dasselbe Resultat durch eine Folge gleicher Reize erzielen. Jede Änderung der Reizfolge führt aber zu einer Änderung des Zuckungsverlaufes, die im allgemeinen um so größer ausfällt, je stärker die Reizfolge geändert wird. Das Studium der Erscheinung hat gelehrt, daß je nach den Versuchsbedingungen die Zuckung in mehrfacher Richtung verändert werden kann.

Reizreihen mit kurzen Pausen führen zur Abnahme der Hubhöhen, die als Ermüdung bezeichnet wird; sie ist, ebenso wie die auch am ausgeschnittenen Muskel teilweise mögliche Erholung, zuerst von E. H. Weber[2]) und Valentin[3]) beobachtet worden. Später haben Kronecker[4]) und Tiegel[5]) sie eingehender untersucht. In neuerer Zeit hat das Studium der Ermüdung durch die Ergographie (s. oben S. 444) weiteren Anstoß erfahren.

Helmholtz[6]) fand die Zuckung des ermüdeten Muskels verlängert, was Marey[7]) und viele andere bestätigten. In letzter Zeit haben Rollett[8]), P. Jensen[9]) und Lhotak[10]) die Veränderung der Kurvenform genauer verfolgt, wobei letztere auch den Einfluß veränderten Stoffwechsels berücksichtigten. Die Verlängerung der Zuckung ist beim Gastrocnemius des Frosches viel deutlicher als beim Sartorius[11]), beim Warmblüter überhaupt sehr wenig ausgesprochen[12]). In etwas anderer Weise verlaufen die Ermüdungserscheinungen, wenn man eine Einrichtung gebraucht, durch die der Muskel jedesmal einen neuen Reiz auslöst, sobald er seine Ruhelänge wieder erreicht hat[13]). Über die Frage, ob der Muskel oder seine Nervenenden früher ermüden, vergleiche man Santesson[14]).

Tritt ein Muskel nach längerer Ruhe in eine Zuckungsreihe ein, so findet zunächst nicht eine fortschreitende Abnahme der Hubhöhen statt, sondern

[1]) Journ. of Physiol. 30, 443, 1904. — [2]) Wagners Handwörterb. 3 (2), 72, Leipzig 1846. — [3]) Lehrb., 2. Aufl., 2 (1), 248, 1847. — [4]) Leipz. Ber. 1871, S. 690. — [5]) Ebenda, 1875, S. 81. — [6]) Wissensch. Abhandl. 2, 857. — [7]) Journ. de l'anat. et de la physiol. 1866, p. 234. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. 64, 507, 1896. — [9]) Ebenda 86, 47, 1901. — [10]) Arch. f. Physiol. 1902, S. 45; Arch. f. d. ges. Physiol. 94, 622, 1903. — [11]) Basler, Arch. f. d. ges. Physiol. 106, 141, 1905. — [12]) Lee, Amer. Journ. of Physiol. 2, XI, 1899; Arch. f. d. ges. Physiol. 110, 400, 1905. — [13]) Novi, Zentralbl. f. Physiol. 11, 377, 1897; Blazek, Arch. f. d. ges. Physiol. 85, 529, 1901; Kuliabko, ebenda 87, 100, 1901; Novi, ebenda 88, 501, 1902. — [14]) Skand. Arch. f. Physiol. 11, 333, 1901.

ein Wachsen derselben, das, allmählich geringer werdend, sich über hunderte von Zuckungen erstrecken kann. Zuerst von Bowditsch an der isolierten Kammer des Froschherzens beobachtet und als „Treppe" bezeichnet, ist die gleiche Erscheinung für den Skelettmuskel von Tiegel[1]) und Rossbach[2]) nachgewiesen worden. Mit ihrer Bedeutung für den Verlauf der tetanischen Kurve haben sich Buckmaster und v. Frey[3]) befaßt. Über das Verhalten des auf- und absteigenden Astes der Zuckungskurve während der Entwickelung der Treppe findet man Angaben bei Rollett[4]). Nach Waller und Sowton[5]) entstehen analoge Veränderungen der Muskelkurve unter der Wirkung kleiner Mengen von Kohlensäure. Jensen[6]) hält die Abhängigkeit der Erscheinung von den chemischen Vorgängen im Muskel für verwickelter. Nach F. W. Fröhlich[7]) soll die Treppe auf verzögerter Erschlaffung beruhen.

Eine Modifikation besonderer Art stellt die von Helmholtz entdeckte verstärkte Zusammenziehung (und Erschlaffung) dar, die eintritt, wenn ein zweiter Reiz den Muskel trifft, bevor die Wirkung eines ersten Reizes abgelaufen ist. Die Kurve der doppelten Reizung (beide Reize als maximal vorausgesetzt) erhebt sich über die der ersten Reizung nahehin so, als wäre der im Augenblick des zweiten Reizes stattfindende Kontraktionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden[8]). Die Ordinaten der Kurve der Doppelzuckung fand Helmholtz keineswegs gleich der Summe der betreffenden Ordinaten der einfachen Zuckungen. Die Hubhöhe war am größten, wenn der zweite Reiz auf dem Gipfel der ersten Zuckung eintraf.

Bei der Bedeutung, welche diese gewöhnlich als Superposition oder Summation bezeichnete Erscheinung für das Verständnis der anhaltenden tetanischen Verkürzung besitzt, sind ihr sehr viele Untersuchungen gewidmet worden in der Absicht, die Regeln festzustellen, nach denen sie stattfindet. Kronecker und Stirling[9]) und ebenso Kronecker und G. S. Hall[10]) fanden die Superposition bei gleicher Ausgangshöhe im absteigenden Aste der ersten Zuckung ungünstiger als im aufsteigenden. Ähnliche Resultate erhielt Sewall[11]), der die Überhöhung der einfachen Zuckung durch die superponierte durch gut gewählte Versuchsbeispiele und eine abgeleitete Kurve sehr anschaulich belegte. Eine durch Superposition bedingte Erhöhung der Zuckung tritt schon bei einem Reizintervall von 0,001 Sek. auf. Er bemerkt den rascheren Ablauf der superponierten Zuckung.

Über die Summierung zweier untermaximaler Reize haben v. Kries und Sewall Mitteilungen gemacht[12]). Bei gleich gerichteten Induktionsreizen ist die Summation am stärksten bei den kleinsten Intervallen, sinkt dann bis 0,008 zu einem Minimum ab, um weiterhin den gleichen Regeln zu folgen wie die Summation maximaler Reize. Entgegengesetzt gerichtete Reize ver-

---

[1]) Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig 10, 37, 1875. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 4, 1877. — [3]) Arch. f. Physiol. 1886, S. 459 u. Festschr. f. C. Ludwig, Leipzig 1887, S. 55. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 64, 520, 1896. — [5]) Journ. of Physiol. 20, XVI, 1896. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 86, 86, 1901. — [7]) Zeitschr. f. allg. Physiol. 5, 288, 1905. — [8]) Monatsber. d. Berl. Akad., 15. Juni 1855; Wissensch. Abhandl. 2, 883. — [9]) Arch. f. Physiol., 1878, S. 13. — [10]) Ebenda, 1879, S. 11. — [11]) Journ. of Physiol. 2, 164, 1879. — [12]) Arch. f. Physiol. 1881, S. 66.

nichten oder schwächen sich bei den kleinsten Intervallen. Die Verfasser unterscheiden daher eine Summation der Erregungen von der der Zuckungen.

1878 untersuchte C. S. Minot[1]) den Einfluß von Treppe und Ermüdung bzw. Erholung auf den Verlauf kurzdauernder periodisch wiederkehrender Tetani von konstanter Reizfrequenz (10 pro Sek.). Verfasser macht auf die große Bedeutung des Verkürzungsrückstandes oder der Kontraktur (permanent shortening) für die tetanische Verkürzung aufmerksam. Unter dem Zusammenwirken dieser Variablen kommen Tetanuskurven zu stande, die zwischen der ersten Erhebung und dem schließlichen Absinken fast niemals parallel zur Abszisse verlaufen, d. h. kein Plateau bilden, sondern entweder allmählich ansteigen oder sinken.

Bohr versuchte die Vergleichung verschiedener Tetani dadurch schärfer zu gestalten, daß er Ermüdung und Kontraktur möglichst ausschloß[2]). Er erhielt dann Kurven, die nach der ersten Erhebung ganz allmählich weiter stiegen. Da unter diesen Umständen die Messung der Verkürzungsgröße mit Hilfe einer einzigen, beliebig gewählten Ordinaten ganz willkürlich gewesen wäre, suchte er die Natur der Kurve zu bestimmen und erkannte in ihr (mit Ausschluß des Anfangsstückes) eine gleichseitige Hyperbel, die einer der Kurvenabszisse parallelen Asymptote zustrebt. Die Höhe dieser Asymptote über der empirischen Abszisse ist daher ein eindeutiges Maß für die Höhe der tetanischen Kurve. Kommt es zur Ausbildung einer Kontraktur, so fällt die tetanische Kurve nach Schluß der Reizung nach demselben Gesetze ab, d. h. sie nähert sich einer zweiten Parallelen, deren Abstand von der Abszisse das Maß für die Kontraktur abgibt. Ist die Größe der Kontraktur am Schlusse des Tetanus bekannt, und nimmt sie, wie Bohr zeigte, proportional der Zeit zu, so ist die Korrektur der gemessenen Ordinatenwerte, d. h. die Ausschaltung der Kontraktur möglich.

Auf diesem Wege konnte Bohr nachweisen, daß die asymptotische Höhe oder der Grenzwert des Tetanus unabhängig ist von der Frequenz der Reize und letztere nur insofern von Einfluß ist, als die höheren Frequenzen die Kurve anfangs steiler ansteigen lassen (die zweite, der Ordinatenachse parallele Asymptote rückt näher an den Kurvenanfang heran). Die Reizstärke hat innerhalb gewisser Grenzen den entgegengesetzten Einfluß, insofern mit ihrem Wachsen der Abstand des Grenzwertes von der Abszisse größer wird.

Während Bohr den Einfluß der Reizfrequenz auf die Verkürzung des Muskels bestimmte, suchte Bernstein[3]) den Einfluß auf die Spannungsentwickelung im Tetanus festzustellen, wozu er sich einer Art hydrostatischen Wage bediente, deren Ausschläge durch ein Quecksilbermanometer angezeigt wurden. Die in der Abhandlung mitgeteilten Wurfhöhen lassen erkennen, daß bei Verdoppelung der Reizfrequenz (bis zu 108 pro Sek.) der Quecksilbersäule eine größere Beschleunigung erteilt wurde, wie das aus den Versuchen von Bohr zu erwarten war. Eine Darstellung des zeitlichen Verlaufes des Tetanus fand nicht statt, es war daher die Ermittelung von Grenzwerten ausgeschlossen. Die Tatsache, daß die kurzdauernden Tetani bei halber Reizfrequenz geringere direkt gemessene Spannungen erzeugten, macht

---

[1]) Journ. of Anat. and Physiol. 12, 297. — [2]) Arch. f. Physiol., 1882, S. 233. — [3]) Ebenda, Suppl. 1883, S. 88.

es wahrscheinlich, daß die Sätze von Bohr auch für den isometrischen Tetanus zutreffen. Auch die Einwendungen Kohnstamms[1]) gegen die Ergebnisse von Bohr beruhen auf Mißverständnissen[2]).

Die von Bohr nachgewiesene hyperbolische Natur des ansteigenden Astes der tetanischen Verkürzungskurve war für G. A. Buckmaster, der unter der Leitung v. Freys arbeitete, Veranlassung, die als Treppe bezeichnete Zunahme der Hubhöhen in der Zuckungsreihe eines frischen Muskels auf ihre Beziehung zu der seit der ersten Zuckung verstrichenen Zeit zu prüfen[3]). Er fand, daß die Werte der Quotienten $\frac{\text{Zeit}}{\text{Zuckungshöhe}}$ merklich proportional der Zeit wuchsen und somit ihre Differenzen nahezu konstant blieben. Es läßt sich also auch für die Zuckungsreihe ein Grenzwert angeben, dem die Hubhöhen zustreben und dieser Grenzwert bleibt für einen gegebenen Muskel konstant, wenn das Intervall der maximalen Einzelreize zwischen 2 und 5 Sek. verändert wird. Der Befund entspricht völlig der Bohrschen Regel. Daß der fragliche Grenzwert mit der Reizstärke höher rückt, ist aus der bekannten Abhängigkeit der Hubhöhe von der Reizstärke selbstverständlich, so daß auch in dieser Richtung der Anschluß an die Regel von Bohr hergestellt ist. Buckmaster hat ferner auf eine anfängliche Störung der Zuckungsreihe durch sogenannte einleitende Zuckungen hingewiesen, die seitdem mehrfach, so von Jensen[4]), Rob. Müller[5]) u. a. bemerkt worden sind.

Anknüpfend an die Beobachtungen Buckmasters, hat dann v. Frey den Versuch gemacht[6]), die Beziehungen zwischen Zuckungsreihe und Tetanus noch enger zu gestalten, indem er die stärkeren Verkürzungen, die der frische Muskel im Tetanus gegenüber der Einzelzuckung erreicht, in Analogie brachte mit den unterstützten Zuckungen von v. Kries. Er ging hierbei hauptsächlich von der Beobachtung aus, daß durch Unterstützung die Zuckungsgipfel bis auf die Höhe der tetanischen Kurve emporgebracht werden können, sofern nicht durch Ermüdung oder Kontraktur Störungen eintreten.

Bald darauf erbrachte v. Frey[7]) einen neuen Beweis für seine Ansicht, indem er zeigte, daß eine Superposition von Zuckungen im Sinne von Helmholtz nur noch andeutungsweise oder gar nicht mehr stattfindet, wenn der Muskel möglichst wenig belastet ist. Geringe Belastung läßt ferner die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Reizfrequenz, sowie gewisse Eigentümlichkeiten der Kontraktur besonders deutlich hervortreten. Das auffallende Verhalten des nahezu unbelasteten Muskels gegen Unterstützung ist später von Fick[8]) und von Blix[9]) mit gewissen Einschränkungen bestätigt worden. Nach Meckel[10]) gilt die aufgestellte Regel nur für den unvollkommen verschmolzenen Tetanus, was in der Tat aus sofort anzuführenden Gründen wahrscheinlich ist.

Eine weitere Stütze für die genannte Auffassung konnte in gewissen Beobachtungen von v. Kries gefunden werden. Dieselben ergaben, daß die

---

[1]) Arch. f. Physiol. 1893, S. 134. — [2]) Man vgl. Zentralbl. f. Physiol. 7, 613, 1893. — [3]) Arch. f. Physiol. 1886, S. 459. — [4]) A. a. O. — [5]) Zentralbl. f. Physiol. 15, 425, 1901. — [6]) Festschr. f. C. Ludwig, Leipzig 1887, S. 55. — [7]) Arch. f. Physiol. 1887, S. 195. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 297, 1889. — [9]) Skand. Arch. f. Physiol. 5, 150, 1894. — [10]) Dissert. Würzburg 1897.

Erzielung eines vollkommenen, d. h. oszillationsfreien Tetanus nicht gelingt, wenn das Reizintervall der Anstiegsdauer der einfachen Zuckung gleich gemacht wird [1]). Der Grund liegt in der Verkürzung der Anstiegszeit der aufgesetzten Zuckungen, die bis auf ein Viertel des normalen Wertes herabgehen kann. Indem v. Frey [2]) daran erinnert, daß an den Unterstützungszuckungen, die v. Kries im Jahre 1880 veröffentlicht hat, ebenfalls eine Verkürzung der Anstiegsdauer bis auf ein Drittel des Wertes bei freier Belastung festzustellen ist, schließt er, daß zwischen Superposition und Unterstützung ein innerer Zusammenhang besteht. Derselbe kann im Hinblick auf die oben besprochenen Versuche von v. Kries aus den Jahren 1880 und 1892 vielleicht ausgedrückt werden durch den Satz, daß die durch einen gegebenen Reiz bewirkte Verkürzung des Muskels um so vollständiger und rascher vor sich geht, je mehr Verkürzungsarbeit ihm hierbei erspart wird. Nach Blix [3]) ist indessen dieser Satz noch nicht erschöpfend, weil der angegebene Erfolg nicht eintritt, wenn der unterstützte Muskel kurz vor der Erregung gedehnt worden ist. Es haben demnach auf den Reizerfolg am unterstützten Muskel nicht nur die augenblicklichen mechanischen Beanspruchungen Einfluß, sondern auch die vorhergegangenen.

Die Wirkung zweier rasch einander folgenden Reize auf den sehr wenig belasteten Muskel ist dann 1888 von v. Frey eingehend untersucht worden [4]), wozu er sich neben Verkürzungskurven vorwiegend der Verdickungskurven bediente. Die beiden Versuchsverfahren lieferten im wesentlichen übereinstimmende Ergebnisse. Dieselben lauten, daß, wie zu erwarten, eine Superposition im Sinne von Helmholtz und Sewall unter den gegebenen Umständen nicht stattfindet, trotzdem aber eine Erhebung der Doppelkurve über den Gipfel der einfachen zu stande kommt, im günstigsten Falle um etwa 65 Proz., wenn der zweite Reiz in den aufsteigenden Ast der zweiten Kurve fällt, am besten in den mittleren Teil derselben. Fällt der zweite Reiz dagegen in den absteigenden Ast, so wird hier in der Regel der Gipfel der Doppelzuckung bzw. der hier selbständig auftretenden zweiten Zuckung, niedriger als der der einfachen. Verfasser zeigt, daß für diese Ergebnisse weder Treppe und Kontraktur, noch Ermüdung und Änderung der Reizfrequenz verantwortlich gemacht werden können, so daß sie auf einen besonderen, als „Zusammensetzung der Zuckungen" bezeichneten Vorgang bezogen werden müssen. Unter Einschluß der in den besprochenen Versuchen ausgeschalteten Superposition würden also sechs voneinander unabhängige Modifikationen der Zuckung für den Verlauf der tetanischen Kurve maßgebend sein. Im Anschluß prüfte der Verfasser auch die Verkürzung der Gipfelzeit der superponierten Zuckung in ihrer Abhängigkeit von der Ausgangshöhe. Er fand sie am größten, d. h. die Anstiegszeit am kürzesten (gleich der Hälfte der normalen), wenn der zweite Reiz auf dem Gipfel der ersten Zuckung einsetzt. Die Verkürzung der Anstiegszeit ist für den frischen Muskel bei gegebener Ausgangshöhe merklich konstant, und unbeeinflußt dadurch, ob der zweite Reiz den auf- oder absteigenden Ast der ersten Zuckung trifft.

---

[1]) Sitzungsber. d. naturf. Ges. Freiburg, 1886. — [2]) A. a. O. — [3]) Skand. Arch. f. Physiol. 5, 151 ff., 1894. — [4]) Arch. f. Physiol., 1888, S. 213.

Gleichzeitig mit der vorerwähnten Untersuchung erschien eine den gleichen Gegenstand betreffende von v. Kries. Es wurden Verkürzungskurven des belasteten Muskels geschrieben und die Verfrühungen des superponierten Zuckungsgipfels auf die Höhe dieses Gipfels bezogen. Im allgemeinen haben gleich hohe superponierte Gipfel ungleiche Anstiegszeit, und zwar die dem aufsteigenden Ast der ersten Zuckung aufgesetzten oder „aufsteigend summierten" eine kürzere als die „absteigend summierten". Die kürzeste Anstiegszeit entspricht dem höchsten Gipfel. Will man diese Ergebnisse mit denen von v. Frey vergleichen, so ist auf das verschiedene Versuchsverfahren und auf die ungleiche Darstellungsweise Rücksicht zu nehmen. Immerhin ist bemerkenswert, daß von den sechs abgeleiteten Kurven (die Abhängigkeit der Verfrühung von der Ausgangshöhe darstellend), die v. Frey mitteilt, fünf für die Superposition im aufsteigenden Ast kürzere Gipfelzeiten aufweisen. Es gewinnt somit den Anschein, daß neben der Ausgangshöhe auch die zeitliche Lage der aufgesetzten Zuckung auf die Verkürzung der Gipfelzeit Einfluß besitzt.

Kohnstamm[1]) findet den (isotonischen) Tetanus um so länger ansteigend (die „Superponierbarkeit" um so größer), je schwächer der Reiz ist; man vergleiche hierüber die weiter unten besprochenen eingehenden Versuche Hofmanns. Kohnstamm bestätigt ferner die Beobachtung Goldscheiders[2]), daß bei geringer Reizfrequenz der Tetanus bei gewissen mittleren Reizstärken am unvollkommensten ist. Bei isometrischem Tetanus wächst die Spannung bei starken Reizen sehr erheblich und lange an, so daß der Quotient $\frac{\text{isotonische Höhe}}{\text{isometrische Höhe}}$, der für Einzelzuckungen mit wachsendem Reiz abnimmt (s. oben), auch für den Tetanus das gleiche Verhalten zu zeigen scheint.

In bezug auf die Superposition von Spannungszuckungen hat zunächst v. Kries gefunden, daß auch hier verkürzte Gipfelzeiten vorkommen[3]). Weitere Beobachtungen hierüber liegen vor von Schenck[4]). Er findet die verkürzte Gipfelzeit regelmäßig nur bei starken Anfangsspannungen. Ist die Spannung gering, so fehlt häufig die Verfrühung, es kommen sogar, namentlich bei kleinem Reizintervall, Verspätungen zur Beobachtung. Die Abhandlung enthält ferner Angaben über die Ordinatenwerte von Doppelzuckungen. Der Verfasser findet dieselben nicht in Übereinstimmung mit der Helmholtzschen Regel, der er übrigens eine von dem Urheber abweichende Fassung gibt.

Eine große Zahl merkwürdiger Erscheinungen sind von N. E. Wedensky bei indirekter tetanischer Erregung des Muskels beschrieben worden. Sein Verfahren besteht darin, daß er an den Nerv zwei Paar Reizelektroden anlegt, von denen jedes mit einem automatisch unterbrechenden Schlitteninduktorium verbunden ist, und zwar ein Paar am Beckenende des Nerven, das andere ungefähr in dessen Mitte. Vom unteren Ende des Nerven, der mit seinem Muskel in Verbindung steht, wird zum Telephon abgeleitet. Wird die mittlere Strecke des Nerven mit Narkoticis oder chemischen Reizmitteln behandelt, stark, aber nicht schädigend erwärmt oder von einem konstanten

[1]) Arch. f. Physiol. 1893, S. 135. — [2]) Zeitschr. f. klin. Med. **19**, 164, 1891. — [3]) Arch. f. Physiol. 1895, S. 147. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **64**, 628, 1896; **96**, 399, 1903.

Strom geeigneter Stärke durchflossen, so kann diese Nervenstrecke in einen eigentümlichen „parabiotischen“ Zustand gebracht werden, in welchem sie starke am Beckenende des Nerven einwirkende Reize gar nicht mehr oder nur geschwächt hindurch läßt, während schwache Reize anscheinend unverändert weiter geleitet werden. Der auf diese Weise erzielte Tetanus des Muskels wird aber geschwächt oder sogar aufgehoben, wenn nun auch der zweite Induktionsapparat in Tätigkeit tritt, dessen Ströme auf das Mittelstück des Nerven einwirken. Verfasser gründet auf diese Beobachtungen seine Theorie der Parabiose und der Hemmung, auf die aber hier, als in das Gebiet der Nervenphysiologie gehörend, nicht näher eingegangen werden kann. Die Untersuchungen des Autors über den Muskelton werden noch Erwähnung finden [1].

Die auffallenden Beobachtungen und Schlußfolgerungen Kaisers [1]) und Wedenskys haben F. B. Hofmann veranlaßt [2]), die schon von Minot aufgeworfene Frage nach dem Verhalten des Muskels gegenüber Reihen tetanischer Erregungen wieder aufzunehmen und zu erweitern, indem er auch die Frequenz und Stärke der Reize in Betracht zieht. Die bisherigen Mitteilungen Hofmanns beschränken sich auf die Erfolge der indirekten Reizung. Versuche mit direkter Reizung sind angekündigt.

Der Verfasser bestätigt zunächst das Tatsächliche der Angaben von Kaiser und Wedensky, bedient sich aber bei der Nachprüfung einer größeren Mannigfaltigkeit von Reizmethoden. Er kann daher nachweisen, daß eine der wesentlichen Bedingungen für das Zustandekommen der sogenannten Hemmungserscheinungen gelegen ist in Änderungen der Frequenz und Stärke der Reize, die durch das Nervenendorgan dem Muskel übermittelt werden [3]). Eine zweite Bedingung ist, wie schon v. Kries bemerkte [4]), ein gewisser „Ermüdungszustand“ jenes Endorgans, der am bequemsten durch eine geeignete Narkose (Äther, Kurare, Nikotin) bewirkt wird. Hofmann hat sich daher in seinen weiteren Untersuchungen vor allem mit dem Einfluß des Frequenz- und Intensitätswechsels auf den tetanischen Reizerfolg befaßt. Er konnte hierbei die von Bohr nachgewiesene hyperbolische Form für den Anstieg der tetanischen Kurve bestätigen, sofern er, wie dies Bohr vorwiegend getan hat, direkte Reizung des frischen kuraresierten Muskels anwandte. Bei indirekter Reizung gelang es ihm dagegen nicht, Kurven zu erhalten, die der Bohrschen Regel streng genügten. Er beschränkte sich daher darauf, den allgemeinen zeitlichen Verlauf der tetanischen Kurve unter verschiedenen Bedingungen zu verfolgen, wobei namentlich auf das Auftreten von Maxima und Minima der Hubhöhen, auf die Steilheit des Absinkens und anderes geachtet wurde.

---

[1]) Die Arbeiten Wedenskys sind veröffentlicht in den Compt. rend. de l'Acad. und den Arch. de physiol., Paris, von 1890 bzw. 1891 an, sowie in Arch. f. d. ges. Physiol. **37**, 69, 1885; **82**, 134, 1900; **100**, 1, 1903. Man vgl. auch die ausführlichen Referate von F. B. Hofmann in Zentralbl. f. Physiol. **14**, 725, 1903 und in dessen Abhandlungen über Tetanus (s. unten). Eine Mitteilung über angebliche Hemmung bei gleichzeitiger Reizung des Nerven an zwei verschiedenen Stellen liegt ferner von Kaiser vor, Zeitschr. f. Biol. **28**, 417, 1891. — [2]) Vgl. R. Müller, Zentralbl. f. Physiol. **15**, 425, 1901; Amaya, Arch. f. d. ges. Physiol. **91**, 413, 1902; Hofmann u. Amaya, ebenda, S. 425; Hofmann, ebenda **93**, 186, 1902; **95**, 484, 1903; **103**, 291, 1904. — [3]) Man vgl. hierzu auch Samojloff, Arch. f. Physiol. 1898, S. 512. — [4]) Ebenda, 1895, S. 151.

Die Reihenfolge der Erscheinungen bei wiederholter oder anhaltender Tetanisierung konnte wesentlich beschleunigt werden, wenn der Versuch mit Vergiftung (des ganzen Tieres, dessen blutdurchströmter Muskel gereizt wurde) kombiniert bzw. in das langdauernde Entgiftungsstadium eingeschoben wurde. Das Hauptergebnis der mit verschiedenen Reizmethoden durchgeführten Versuche ist:

Bei Reizfrequenzen von 100 und mehr pro Sekunde kommt ein längeres Ansteigen der tetanischen Kurve überhaupt nur noch bei schwachen Reizen zu stande. Bei starken Reizen folgt auf das anfängliche Steigen sofort ein jäher Abfall der Kurve, eine Erscheinung, die Hofmann als „Anfangstetanus" bezeichnet. Das Verhalten von Frosch und Kaninchen ist etwas verschieden. Hofmann faßt die Ergebnisse in seiner dritten Mitteilung wie folgt zusammen:

„Das Verhalten des Tetanus bei indirekter Reizung mit verschiedenen Reizfrequenzen und Reizstärken läßt sich im großen ganzen erklären, wenn man berücksichtigt, daß die Leistungsfähigkeit, das Leitungsvermögen und die Reizbarkeit des Präparates unmittelbar nach jeder Erregung herabgesetzt ist und daß die Restitution zur Norm um so langsamer erfolgt, je weiter die Ermüdung vorgeschritten ist. Bei Versuchen an mit Kurarin, Nikotin oder Äther vergifteten Tieren betrifft die Ermüdung sicherlich vor allem das Nervenendorgan; bei den Ermüdungsreihen am unvergifteten Tiere beteiligt sich wohl auch die Muskelfaser stark an der Ermüdung, doch steht die genauere Analyse der direkten Muskelermüdung noch aus. Aus der Ermüdung des Nervenendorgans erklären sich ferner die sogenannten „Hemmungen" am Nervmuskelpräparate, die zuerst von Schiff, später von Wedensky und Kaiser beschrieben wurden. Besondere Hemmungsnerven für die Skelettmuskulatur sowie echte Hemmungswirkungen sind nicht nachzuweisen."

Während die Versuche von Bohr die Möglichkeit schaffen, für die tetanische Kurve unter gewissen, die Ermüdung ausschließenden Bedingungen den Grenzwert anzugeben, dem sie sich (nach bestimmten von Frequenz und Stärke der Reize abhängigen Regeln) nähert und dadurch für die Analyse der Kurve in ihrer reinsten Form der Ausgangspunkt gewonnen ist, zeigen die Untersuchungen von Hofmann den großen Formenreichtum, den die tetanischen Kurven des Nervmuskelpräparates unter dem Einfluß von physiologischen Modifikationen erleiden, die durch den Begriff Ermüdung nur unvollkommen gedeckt werden [1]).

Die Frage, welche Reizfrequenz den niedrigsten Schwellenwert besitzt, also in bezug auf ihren Erregungswert als die günstigste zu gelten hat, ist von v. Kries [2]) mit Hilfe seiner elektrischen Sirene untersucht worden (Reizung vom Nerven aus). Er fand bei Zimmertemperatur ein Optimum bei ungefähr 100 Oszillationen pro Sekunde. Die Zahl ist bemerkenswert, weil sie übereinstimmt mit der Eigenperiode des Muskels (s. unten S. 534 u. 535). Das Optimum wird von der Temperatur stark beeinflußt. Sowohl bei niederen,

---

[1]) Über die Beziehung dieser Erscheinungen zur Frage der Ermüdbarkeit des markhaltigen Nerven vgl. man F. W. Fröhlich, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 3, 468, 1904 und das Kapitel Allgemeine Nervenphysiologie. — [2]) Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg 8 (1882).

wie namentlich bei den höheren Reizfrequenzen rückt die Schwelle empor. Man vergleiche hierzu auch Roth[1]).

Unterschwellige Stromoszillationen hoher Frequenz können wie konstante Ströme wirken, d. h. sie erregen eine „Anfangszuckung“ [2]) und unter Umständen auch eine „Endzuckung“ [3]). Dagegen sahen Richet an Krebsmuskeln[4]), Schönlein an Käfermuskeln[5]) bei gleicher Reizart rhythmische Zusammenziehungen oder auch unterbrochene Tetani.

II. Das mechanische Verhalten des Muskels bei verschiedenen Temperaturen. Wärmestarre und Totenstarre.

Die vorstehenden Angaben über die mechanischen Eigenschaften des ruhenden und tätigen Muskels setzten die Einhaltung einer bestimmten Versuchstemperatur voraus, die für die Muskeln der Kaltblüter gleich der Zimmertemperatur, für Warmblüter gleich ihrer Eigentemperatur zu verstehen ist. Bei anderen Temperaturen kommen abweichende Erscheinungen zur Beobachtung.

1. Der thermische Ausdehnungskoeffizient.

Die älteren Angaben, daß der ruhende Froschmuskel sich bei steigender Temperatur verkürzt, können hier übergangen werden; eine Zusammenstellung derselben findet sich bei Gotschlich[6]) und O. Frank[7]). Gotschlich, der der Frage eine sorgfältige Untersuchung widmete, fand bei Erwärmung bis zu 33° eine sehr geringe reversible Verkürzung, die aber oft fehlte. In dem Versuchsbeispiel, das er abbildet (Fig. 8), bleibt die Erwärmung bis 20° bzw. 24° überhaupt wirkungslos, von da bis 33° verkürzt sich der Sartorius um 0,2 bzw. 0,25 mm. Es gewinnt somit den Anschein, daß bei Zimmertemperatur eine Änderung von einigen Graden ohne merkliche Wirkung auf die Länge des Muskels ist (der thermische Ausdehnungskoeffizient = Null); diese Annahme wird gestützt durch später zu erwähnende Versuche von Blix, welche die Temperaturänderungen im Muskel bei der Dehnung betreffen.

In neuerer Zeit haben Brodie und Richardson die Längenänderungen erwärmter Muskeln mit einem empfindlichen Verfahren aufgezeichnet[8]). Bei Erwärmung bis 30° beobachteten sie eine Verlängerung des Muskels. Leider haben Brodie und Richardson es unterlassen, an die Erwärmung die Abkühlung anzuschließen, so daß die Reversibilität der Erscheinung in Frage steht. Es bleibt daher die Möglichkeit offen, daß es sich um eine Nachdehnung durch das angehängte Gewicht handelt. Für diese Deutung spricht der Umstand, daß die Dehnungen für gleiche Temperatursteigerungen um so größer ausfallen, je höher die Spannung des Muskels ist.

Brodie und Richardson haben in der angezogenen Abhandlung auch die Längenänderung verschieden stark gespannten Kautschuks beim Wechsel

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 42, 91, 1888. — [2]) Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang usw. 1871, S. 100 ff.; v. Kries, a. a. O. — [3]) Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 4, 3, 1871; Grünhagen, ebenda 6, 157, 1872. Über die Theorie der Anfangszuckung vgl. Schönlein, Arch. f. Physiol., 1882, S. 357. — [4]) Physiol. des muscles et des nerfs, Paris 1882, p. 126. — [5]) Arch. f. Physiol., 1882, S. 369. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 54, 109, 1893. — [7]) Ergebn. d. Physiol. 3 (2), 399, 1904. — [8]) Journ. of Physiol. 21, 358, 1897.

der Temperatur untersucht und recht verwickelte Verhältnisse gefunden. Der vielfach beliebte Vergleich zwischen Kautschuk und Muskel in bezug auf die thermischen Längenänderungen ist demnach nicht berechtigt.

2. Zuckung und Tetanus bei verschiedenen Temperaturen.

Die ersten Beobachtungen über die Veränderung der Muskelzuckung bei wechselnder Temperatur stammen von Helmholtz, Pflüger, Marey[1]), sowie von Fick[2]). Gad und Heymans haben der Frage eine eingehende Untersuchung gewidmet, wobei sowohl Längen- wie Spannungsschreibung zur Verwendung kamen[3]). Man hat zu unterscheiden die Änderung der Zuckungsdauer, der Zuckungsform und der Hubhöhe bzw. bei isometrischem Verfahren des Spannungsmaximum. Latenzzeit und Zuckungsdauer nehmen von den höchsten bis zu den tiefsten, die Erregbarkeit nicht aufhebenden Temperaturen stetig zu, wie auf Grund der Abnahme der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit zu erwarten ist. Die Zuckung wird also immer gestreckter, und zwar der aufsteigende Ast in höherem Grade als der absteigende, worin ein unterscheidendes Merkmal gegenüber den gestreckten Zuckungen des ermüdeten Muskels liegt. Die Abnahme der Leitungsgeschwindigkeit ist am kalten Muskel gering[4]).

Die Zuckungs- bzw. Spannungshöhen zeigen ein verwickeltes Verhalten. Die Verfasser berichten darüber folgendes: Bei den tiefsten, dem Gefrierpunkte des Muskels nahen Temperaturen, ist die Hubhöhe äußerst klein; sie wächst dann bis zur Temperatur 0°, wo sie ein erstes (relatives) Maximum besitzt. Bei weiterem Steigen der Temperatur nimmt die Hubhöhe wieder ab und erreicht ein Minimum bei 19°. Von hier bis 30° wächst die Hubhöhe rasch bis zu dem der letztgenannten Temperatur entsprechenden zweiten oder absoluten Maximum. Über 30° findet eine rasche Abnahme statt, die bei vorsichtiger Erwärmung bis nahe an den Erstarrungspunkt des Muskels fast zur Hubhöhe Null herabgehen kann. Analoges gilt für die Spannungshöhen.

Zur Beurteilung der tetanischen Dauerkontraktionen ziehen die Verfasser lediglich die zufällig erreichte maximale Höhe in Betracht, ohne die viel zuverlässigere, von Bohr eingeführte Bestimmung der Grenzwerte zu benutzen. Auch aus den oben referierten Untersuchungen von F. B. Hofmann geht hervor, daß ein solches Verfahren zur Gewinnung quantitativer Angaben wenig geeignet ist, da selbst bei konstanter Reizfrequenz je nach den sonstigen Versuchsbedingungen ganz verschiedene Formen tetanischer Zusammenziehungen erhalten werden.

Auch die Angaben über das Verhalten der Einzelzuckungen konnten von späteren Beobachtern, Coleman und Pompilian[5]), Schenck mit Boseck und Witte[6]), teilweise nicht bestätigt werden, obwohl sie wie Gad und Heymans angeblich reine Längenkurven schrieben. Sie fanden die Zuckungen bei den Temperaturen um 30° nur ausnahmsweise höher als bei den tiefen

---

[1]) Vgl. L. Hermann, Handb. 1, 39, 1879. — [2]) Mechan. Arbeit u. Wärmeentwickelung b. d. Muskeltätigkeit, 1882, S. 109. — [3]) Arch. f. Physiol. 1890, Suppl., S. 59. — [4]) Gad u. Heymanns, a. a. O., S. 94. — [5]) Compt. rend. de la Soc. de biol. 1896, p. 696. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 79, 340, 1900.

Temperaturen. Wieder andere Resultate erhielten Carvallo und Weiss[1]). Fick gibt an, daß die Hubhöhen zwischen 10 und 30° merklich konstant bleiben[2]). Clopatt[3]) hat bei den Temperaturen von 10°, 20° und 30° die Zuckung verzeichnet mit einem System, dessen mechanische Konstanten bekannt waren. Er fand, daß die Maxima der Winkelgeschwindigkeit, der Winkelbeschleunigung und der Muskelkraft mit der Temperatur wuchsen (Zunahme der Reaktionsgeschwindigkeit!). Oberhalb 30° nehmen sie wieder ab.

Die Frage nach der Form der Zuckung bei verschiedenen Temperaturen ist also nicht geklärt und wird sich ohne Untersuchung der verzeichneten Kurven nach den oben angedeuteten Gesichtspunkten überhaupt nicht lösen lassen. Damit verlieren aber die theoretischen Erörterungen, die Gad und Heymans und später Kohnstamm[4]) an diese Versuche geknüpft haben, ihre Grundlage.

Die Temperatur hat erheblichen Einfluß auf den Gang der Ermüdung[5]). Wird ein in einer Zuckungsreihe begriffener Froschmuskel auf etwa 30° erwärmt, so wird dadurch die mit der Ermüdung fortschreitende Abnahme der Hubhöhe nicht wesentlich verändert, die Verlängerung der Zuckung dagegen aufgehoben, oder doch sehr beschränkt. Da die Vergrößerung der Zuckungsdauer bei der Ermüdung im wesentlichen durch die geringere Neigung des abfallenden Kurvenastes bedingt ist, so mißt Schenck dieselbe durch die trigonometrische Kontangente des Winkels, den die durch den Wendepunkt des abfallenden Astes gelegte Tangente mit der Abszissenachse bildet.

Wie man durch Erwärmung die Zuckungskurve des ermüdeten Froschmuskels verkürzen kann, so kann man durch Abkühlen die Kurve des ermüdeten Warmblütermuskels, die bei gewöhnlicher Temperatur nur wenig länger ist als die des unermüdeten, beträchtlich verlängern. Der Vorgang ist, wie der umgekehrte am erwärmten Froschmuskel, aus der Veränderung der Reaktionsgeschwindigkeit verständlich.

Lee[6]) sah die Unterschiede zwischen Kalt- und Warmblütermuskeln nach Ausgleich der Temperaturen nur teilweise schwinden und fand in dem *Coraco-antebrachialis profundus* der Schildkröte einen Muskel, der auch bei 34° sehr stark verlängerte Ermüdungskurven zeichnet. Es gibt also zweifellos spezifische Unterschiede (s. oben S. 437).

Die Ausdauer eines Muskels während einer Zuckungsreihe ist bei 20 bis 25° am größten und sinkt sowohl bei Abkühlung wie bei Erwärmung, Carvallo und Weiss[7]). Sind die Zuckungen des gekühlten Muskels infolge der Ermüdung auf ein Minimum herabgegangen, so setzt der Muskel bei Rückkehr zur optimalen Temperatur die Zuckungsreihe wieder fort. Ist er dagegen bei hoher Temperatur erschöpft worden, so findet durch Rückkehr zur optimalen Temperatur keine Erholung statt.

Es ist bemerkenswert, daß die in ihren Einzelheiten noch nicht näher bekannte Veränderung der Kurvenform nur dann zur Beobachtung kommt, wenn der schreibende Muskelteil verschieden temperiert wird. Bleibt die Abkühlung oder Erwärmung auf einen nur der Reizaufnahme oder der Reizleitung dienenden Teil des Muskels oder auf den Nerv beschränkt, so tritt keine Änderung der Zuckungskurve ein, Verwey[8]). Es besitzt somit der Vorgang der Zusammenziehung für jedes Muskelstück einen nur durch seine Temperatur bestimmten Verlauf. An

---

[1]) Arch. de physiol. norm. et pathol. 1900, p. 225. — [2]) Mechan. Arb. u. Wärmeentwicklung b. d. Muskeltätigkeit 1882, S. 109. — [3]) Skand. Arch. f. Physiol. **10**, 249, 1900. — [4]) Arch. f. Physiol. 1893, S. 49 u. 146. — [5]) Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 356, 1900; ferner Lohmann, ebenda **91**, 338; **92**, 387, 1902. — [6]) Amer. Journ. of Physiol. **13**, XXVIII u. Arch. f. d. ges. Physiol. **110**, 400, 1905. — [7]) Arch. de physiol. norm. et pathol., 1899, p. 990. — [8]) Arch. f. Physiol. 1893, S. 504.

einseitig gekühlten Muskeln ist die Reizleitung von der kalten auf der warmen Hälfte erschwert oder aufgehoben, nicht aber umgekehrt (irreziproke Leitung), Engelmann[1]).

Infolge des trägeren Ablaufes der Zuckungen bei niederer Temperatur bedarf es zur tetanischen Verschmelzung derselben geringerer Reizfrequenzen, worüber Campbel Beobachtungen mitgeteilt hat[2]). Über die Summation von Zuckungen bei verschiedenen Temperaturen siehe R. Müller[3]) und Ishihara[4]).

3. Die Wärmestarre.

Werden Froschmuskeln über 28° erwärmt, so beginnt bei dieser oder etwas höherer Temperatur eine Verkürzung, die bei weiterem Steigen der Temperatur rasch zunimmt und bei 40, nach anderen bei 47° zunächst ein Ende erreicht. Eine weniger umfängliche und sich langsamer entwickelnde Verkürzung erhält man, wenn man die Muskeln längere Zeit auf 35° erwärmt[5]). Der nunmehr wärmestarr gewordene Muskel bleibt verkürzt, trübe und unerregbar. Die Dehnbarkeit ist verringert, Elastizitäts- und Festigkeitsgrenze stark herabgesetzt. Infolge dieser Eigenschaften läßt sich die Verkürzung durch Wärmestarre nur bei geringer Belastung deutlich beobachten; durch Spannungen von 16 bis 20 g/qmm wird die Verkürzung völlig verhindert. Der Eintritt der Wärmestarre äußert sich dann nicht durch eine Verkürzung, sondern durch eine Verlängerung des Muskels, die bald in Zerreißung übergeht. Die Existenz eines zwischen dem normalen und dem wärmestarren in der Mitte liegenden Zustandes einer „qualitativ unvollendeten Starre oder thermischen Dauerverkürzung" ist trotz der von Gotschlich vorgebrachten Gründe wenig wahrscheinlich. Brodie und Richardson konnten bei genügend geringer Spannung eine spontane Wiederausdehnung des bei 30° verkürzten Muskels nicht nachweisen; bei stärkeren Spannungen kommt aber die leichte Zerreißlichkeit des wärmestarren Muskels in Betracht. Werden Muskeln für sehr kurze Zeit in heißes Wasser getaucht, wie dies Wundt getan hat[6]), so werden nur die oberflächlichen Fasern wärmestarr und kurz; die Last wirkt dann auf einen kleineren Querschnitt, woraus die Überschreitung der Festigkeitsgrenze begreiflich wird. In gleicher Weise erklärt sich die von A. Fick gefundene geringe Arbeitsleistung des erstarrenden Muskels[7]). Günstiger ist es, wenn der in die Wärmestarre übertretende Muskel nicht gegen eine Hemmung arbeitet, sondern eine Feder spannt. Stevens[8]) fand unter solchen Bedingungen bessere Arbeits- und Spannungswerte, namentlich wenn die Erstarrung rasch geschah. Aus den von Fick mitgeteilten Versuchen ergibt sich auch die im Vergleich mit dem tetanisch verkürzten Muskel geringe Dehnbarkeit des wärmestarren. Einige Beobachtungen über die Dehnbarkeit des Muskels bei verschiedenen innerhalb der physiologischen Breite von 2 bis 28° liegenden Temperaturen sind von Malmström mit dem Indikator von Blix ausgeführt worden[9]). Er findet bei den

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 61, 275, 1895; 62, 400, 1896. — [2]) Stud. from the biol. Lab. Johns Hopkins Univ. 4, 123, 1888. — [3]) Zentralbl. f. Physiol. 19, 338, 1905. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 111, 567, 1906. — [5]) Gotschlich, ebenda 54, 123, 1893; Brodie u. Richardson, Journ. of Physiol. 21, 365, 1897. — [6]) Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858, S. 66. — [7]) Verhandl. d. physikal.-med. Ges. Würzburg 19, 1, 1885; man vgl. auch Brodie u. Richardson, a. a. O. — [8]) Amer. Journ. of Physiol. 5, 374, 1902. — [9]) Skand. Arch. f. Physiol. 6, 236, 1895.

höheren Temperaturen die Dehnbarkeit vergrößert, die elastische Nachwirkung (bei Malmström als sekundäre elastische Erscheinung bezeichnet) und die innere Reibung vermindert, was nach ihm zu erwarten war auf Grund gewisser von Blix angestellter Überlegungen und schematischer Versuche [1]). Die Angaben von Malmström sind etwas fragmentarisch und ohne die Mitteilung von Messungen läßt sich das veränderte Verhalten nur qualitativ beurteilen. Die geringere Dehnbarkeit des (bei 40°) wärmestarren Muskels ist aber sehr deutlich aus den Kurven abzulesen.

Wie die Dauer der Umwandlung und die Größe der Kraftentfaltung, hängt auch die Größe der Verkürzung (außer von dem Bau des Muskels und der Belastung) von der Schnelligkeit der Erwärmung ab, derart, daß bei raschem Steigen der Temperatur die Verkürzung größer ausfällt. Bei rascher Erwärmung auf 40° kann sie bis zu 50 Proz. der ursprünglichen Länge betragen [2]).

Geht die Erwärmung über 40° hinaus, so folgen weitere Verkürzungen, und zwar nach Brodie und Richardson eine zweite zwischen 44 und 45°, eine dritte zwischen 55 und 62° und eine vierte zwischen 63 und 64°. Etwas andere Temperaturgrenzen für diese vier Stufen fand v. Frey mit Reissner [3]) und Inagaki [4]) sowohl bei Temporarien wie Esculenten.

Jede dieser Verkürzungen ist im allgemeinen um so geringfügiger, je ausgiebiger die ihr vorhergehenden sind. Es ist daher vorteilhaft, die Erhöhung der Temperatur anfangs langsam vor sich gehen zu lassen, wenn man die den höheren Temperaturen entsprechenden Verkürzungsstufen deutlich beobachten will. Bei der geringen Festigkeit des wärmestarren Muskels kommen, namentlich bei stärkerer Belastung, zwischen den einzelnen Verkürzungsstufen nicht selten Verlängerungen zur Beobachtung.

Eine ausgedehnte Studie über die Wärmestarre einer großen Zahl glatter und quergestreifter Muskeln verschiedener Kaltblüter, Wirbeltiere wie Wirbelloser, rührt von Vernon her [5]). Man vgl. hierzu auch die Untersuchung über die tödlichen Temperaturen für eine Anzahl mariner Tierformen von demselben Autor [6]). Er findet in Übereinstimmung mit Brodie und Richardson bei den Skelettmuskeln der Wirbeltiere drei Verkürzungsstufen, bei dem Herzmuskel aber nur zwei, die ungefähr der zweiten und dritten Stufe der Skelettmuskeln entsprechen. Die Erregbarkeit bleibt bei den Skelettmuskeln fast bis zum Schluß der ersten Verkürzungsstufe erhalten, was mit den Erfahrungen von Brodie und Richardson übereinstimmt, nicht aber mit denen von Gad und Heymans. Durch Einlegen der Muskeln in hypotonische Salzlösungen wird der Beginn der Erstarrung um mehrere Grade erniedrigt, durch hypertonische Lösungen erhöht. Die Lösungen überschritten übrigens teilweise die ohne Schädigung zulässigen Konzentrationsgrenzen. Versuche über den Einfluß von Salzlösungen, Säuren und Alkalien auf die Wärme- und Totenstarre liegen ferner von A. Moore vor [7]).

C. W. Latimer findet, daß der durch häufige elektrische Reizung erschöpfte Muskel schon bei niedrigeren Temperaturen in die Wärmestarre einzutreten beginnt als der frische; ferner ist die Verkürzung bei ersterem geringer [8]). Das Ende der (ersten?) Verkürzung wird aber von beiden Muskeln bei der gleichen Temperatur erreicht. Ausspülung des erschöpften Muskels mit einer dextrosehaltigen Kochsalzlösung änderte die Erstarrungsvorgänge im Sinne des frischen Muskels.

---

[1]) Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 399, 1893. — [2]) Brodie u. Richardson, Philos. Trans. **191**, B, 138, 1899; man vgl. auch Gotschlich, a. a. O. S. 123. — [3]) Sitzungsber. d. physikal.-med. Ges. Würzburg, 1905, S. 37. — [4]) Zeitschr. f. Biol. **48**, 313, 1906. — [5]) Journ. of Physiol. **24**, 239, 1899. — [6]) Ebenda **25**, 131, 1899. — [7]) Amer. Journ. of Physiol. **7**, 1, 1902. — [8]) Ebenda **2**, 29, 1898.

Bei Kaltfröschen erfolgt die Wärmestarre bei der gleichen oder sogar etwas höheren Temperatur als bei Warmfröschen [1]).

Die zwischen 30 und 40° eintretende erste Stufe der Wärmestarre entsteht nicht in allen Muskeln eines Kaltblüters gleichzeitig. So erstarren z. B. bei Temporarien die Beuger früher als die Strecker [2]). Ob dies von ungleicher chemischer Zusammensetzung oder verschiedener Dicke der Fasern abhängt, ist nicht entschieden. Nach Basler erstarren auch die einzelnen Fasern eines Muskelindividuums ungleichzeitig.

Am frischen Säugetiermuskel sahen Brodie und Richardson nur zwei Verkürzungsstufen [3]), von welchen die erste bei 44°, die zweite bei 58° einsetzt. Vincent und Lewis [4]) finden dagegen

1. eine starke plötzliche Verkürzung zwischen 45 bis 49°;
2. die Andeutung einer Verkürzung oder besser einen Stillstand in der Wiederausdehnung des Muskels zwischen 55 und 58° (in der einzigen mitgeteilten Kurve ist dies nicht zu erkennen);
3. eine sehr deutliche Verkürzung, die bei 61 bis 64° beginnt.

Nur die letzte dieser Verkürzungen kommt zur Beobachtung, wenn ein vollständig totenstarrer Muskel der Erwärmung unterworfen wird. Auf die Beziehung dieser Versuche zur Koagulationstemperatur der Eiweißkörper des Muskels bzw. seiner Sehnen kann erst unten S. 467 eingegangen werden.

4. Die Totenstarre.

Wie der Versuch von Stenson beweist, gehen nach Unterbrechung des Kreislaufes alle Muskeln eine der Wärmestarre ähnliche Zustandsänderung ein, die als Totenstarre oder auch, da sie zu ihrem Auftreten und zu ihrer Entwickelung in der Regel längerer Zeit bedarf, als Zeitstarre bezeichnet wird. Die Muskeln sind verkürzt, von teigiger Beschaffenheit, im durchfallenden Licht trübe, im auffallenden weißlich.

Totenstarre und Wärmestarre werden vielfach als identische Zustände betrachtet. Indessen sind, abgesehen von der chemischen Seite der Frage, die unten noch zu erörtern sein wird, auch im physikalischen Verhalten Unterschiede vorhanden, auf die besonders Brodie und Richardson [5]) aufmerksam gemacht haben, wobei sie auf 40° erwärmte Froschmuskeln mit totenstarren verglichen. Sie finden:

1. Der wärmestarre Muskel ist von festerer Konsistenz als der totenstarre.
2. Der wärmestarre Muskel ist gleichmäßig getrübt, im auffallenden Licht sehr hell, der totenstarre ist mehr durchscheinend, seine Trübung eine fleckige, welche die Verfasser mit dem Aussehen von Mattglas vergleichen.
3. Durch Salzsäure von 0,2 Proz. wird der totenstarre Muskel viel stärker aufgehellt als der wärmestarre.

Ein weiterer wichtiger Unterschied besteht darin, daß die Wärmestarre nicht zurückgeht, während die Totenstarre sich stets wieder löst. Die Angaben über das Rückgängigwerden geringer Grade von Wärmestarre beruhen, wie oben wahrscheinlich gemacht wurde, auf Zerreißung der teilweise geronnenen Fasern.

---

[1]) Moriggia, Arch. ital. de biol. **11**, 379, 1889. — [2]) Langendorff u. Gerlach, Arch. f. d. ges. Physiol. **55**, 481, 1893; Nagel, ebenda **58**, 279, 1894; Basler, Dissert. Tübingen 1902. — [3]) Phil. Trans. **191** B, 137, 1899. — [4]) Journ. of Physiol. **26**, 454, 1901. — [5]) Phil. Trans. **191** B, 143, 1899.

Die Zeit, die zwischen der Unterbrechung des Kreislaufes und dem Eintritt der Totenstarre verstreicht, ist von vielen Bedingungen abhängig. Vor allem ist zu nennen die Temperatur, ferner eine Reihe von Einflüssen, die zusammengefaßt werden können unter dem Stichwort Zustand des Muskels im Augenblick der Unterbrechung des Kreislaufes. Endlich hat das Nervensystem auf die Entwickelung der Starre einen bestimmenden Einfluß.

Je niedriger die Temperatur, desto langsamer erfolgt die Erstarrung[1]), doch scheint keine Temperatur bis herab zum Gefrierpunkt des Muskels sie verhindern zu können. Gefrorene Muskel erstarren beim Auftauen fast momentan[2]), wenn frieren und tauen rasch geschieht. Geschehen die Temperaturänderungen dagegen langsam, so scheint Wiederherstellung der Funktion nicht ausgeschlossen[3]).

Muskeln von gutem Ernährungszustande erstarren später als abgezehrte; bei letzteren pflegt übrigens die Starre nur schwach ausgebildet zu sein und früh zu schwinden. Hierher gehört die Beobachtung von Lee und Harrold[4]), daß hungernde, mit Phloridzin vergiftete Katzen nach dem Tode sehr rasch starr werden. Durch vorherige Dextrosefütterung kann der Eintritt der Starre verzögert werden. Starke Muskelanstrengung vor dem Tode beschleunigt die Erstarrung[5]). Daß Verletzungen des Zentralnervensystems (Kleinhirn?) den raschen Umschlag der natürlichen Verkürzung in die der Starre begünstigen, wird vielfach angegeben.

Sicher nachgewiesen ist ein Einfluß des Nervensystems insofern, als Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, später erstarren[6]). Es handelt sich wahrscheinlich um schwache Erregungen, die von den absterbenden zentralen Teilen des Nervensystems ausgehen, denn die subminimale künstliche Erregung des Nerven oder des Muskels beschleunigt ebenfalls die Erstarrung[7]).

Mit dieser Wirkung des Nervensystems hängt offenbar innig zusammen die seinerzeit von Nysten aufgestellte, aber von ihm nicht in diesem Sinne verstandene Regel[8]), daß die Starre an den Muskeln des Kopfes beginnt und von dort über den Körper fortschreitet, ungefähr entsprechend der Reihe der Nervenursprünge vom Gehirn zum Rückenmark. Genauere Untersuchungen über die Entwickelung der Starre haben indessen gezeigt, daß diese Regel vielfach durchbrochen wird[9]). Es liegt das teils in der ungleichen Beschaffenheit der Muskeln (rote Muskeln erstarren viel später [ungefähr in dem Verhältnis 5 : 1] als weiße[10]), teils an Einflüssen unbekannter Art (ungleiches Verhalten bei verwandten Tierarten, bei Männchen und Weibchen[11]). Hierher gehört auch die Erfahrung, daß bei jungen Individuen und namentlich bei Neugeborenen die Starre sehr frühzeitig auftritt und schwindet. Die Angabe, daß Embryonen nicht totenstarr werden, hat sich aber nicht bestätigt[12]).

Eine Besonderheit der Totenstarre besteht darin, daß sie sich mit der Zeit wieder löst, im allgemeinen um so später, je später und stärker sie eingetreten ist. Bereits Brown-Sequard teilte mit, daß er die Lösung der Starre vor Eintritt der Fäulnis beobachtet habe[13]), was allerdings von Ewart bestritten wurde[14]). Bierfreund

---

[1]) Bierfreund, Arch. f. d. ges. Physiol. 43, 206, 1888. — [2]) L. Hermann, ebenda 4, 189, 1871. — [3]) Kühne, Untersuch. über das Protoplasma usw., 1864, S. 3; Hermann, a. a. O.; Pictet, Arch. des scienc. phys. et nat. 30, 293, 1893. — [4]) Arch. ital. de biol. 36, 75, 1901. — [5]) Man vgl. Hermann, Handb. 1, 140, 1879; ferner Brown-Sequard, Compt. rend. de l'Acad. des scienc. 103, 622 u. 674, 1886; Seydel, Vierteljahrsschr. f. ger. Med. 50, 76, 1888; Féré, Compt. rend. de la Soc. de biol., 1898, p. 5. — [6]) v. Eiselsberg, Arch. f. d. ges. Physiol. 24, 229, 1880; Onimus, Journ. de l'anat. et de la physiol. 1880, p. 629; v. Gendre, Arch. f. d. ges. Physiol. 35, 45, 1884; Aust, ebenda 39, 241, 1886; Ewart, Proc. of the Roy. Soc. 42 (1887); Gross, Dissert., Breslau 1888. — [7]) Bierfreund, Arch. f. d. ges. Physiol. 43, 195, 1888; Meirowsky, ebenda 78, 77, 1899. — [8]) Recherches de physiol., Paris 1811. — [9]) Langendorff u. Gerlach, Arch. f. d. ges. Physiol. 55, 481, 1893; Nagel, ebenda 58, 279, 1894. — [10]) Bierfreund, a. a. O. — [11]) Meirowsky, a. a. O. — [12]) M. Lange, Zentralbl. f. Gynäkol., Nr. 48, 1894. — [13]) Compt. rend. de l'Acad. des scienc. 103, 622, 674, 1886. — [14]) Journ. of Physiol. 8, XXV, 1887.

hat dann nachgewiesen, daß durch Einspritzen antiseptischer Stoffe in die Gefäße des Muskels die Lösung der Starre nicht verhindert wird und daß sie sich in den Muskeln von Kindern tatsächlich in Abwesenheit von Bakterien vollzieht[1]. Zu dem gleichen Ergebnis ist später auch Tissot gelangt[2].

Die Aufhebung der Starre darf somit in gewisser Beziehung als ein vitaler Prozeß, als eine Leistung des Muskelgewebes aufgefaßt werden und in Parallele gestellt werden zu der Lösung, die sich im Stensonschen Versuch durch Wiederzulassung des Blutes erreichen läßt. Am meisten scheint diese Auffassung gestützt durch die Erfahrung, daß die Erregbarkeit die Lösung der Starre überdauern kann. Nachrichten darüber liegen vor von Brown-Sequard[3], sowie von Heubel[4]. Tissot[5] konnte auf der Oberfläche starrer Muskeln noch fibrilläres Flimmern erregen. Mangold[6] fand, daß unter geeigneten Bedingungen (junge Tiere, Hungertiere, niedere Temperatur, Einhängen der enthäuteten Leichen in Kochsalzlösungen) die elektrische Erregbarkeit mehrere Stunden nach Lösung der Starre noch vorhanden sein kann. Gewisse Muskeln, besonders rote, zeigten sich auffällig widerständig. Der einzige Zweifel, der noch bestehen kann, wäre, ob die noch erregbaren Muskelfasern auch wirklich totenstarr gewesen sind. In dieser Beziehung muß auf die Beobachtung Fletchers[7] hingewiesen werden, daß bei genügender Zufuhr von Sauerstoff der Muskel ohne Erstarrung abstirbt. Es wäre daher denkbar, daß ein Teil der Fasern eines Muskels, vielleicht gerade die oberflächlichen, der Erstarrung überhaupt entgehen und noch Reizbarkeit zeigen zu einer Zeit, zu der die übrigen bereits wieder aus der Starre herausgetreten sind. Unklar in den Versuchen von Mangold ist auch die Rolle der Kochsalzlösung, insofern sie die Totenstarre unvollständig und rascher ablaufend macht.

Wird die Entwickelung der Totenstarre an einzelnen Muskeln graphisch verfolgt, so zeigt sich ein Anstieg von Stufen, deren Deutung noch fraglich ist[8]. Es zeigt sich ferner, daß vorher ermüdete Muskeln früher in die Starre eintreten, dieselbe rascher entwickeln, sich aber nicht soweit verkürzen wie ausgeruhte. Die Wahrscheinlichkeit, daß diese Unterschiede mit der im Muskelsafte auftretenden Reaktionsänderung zusammenhängen, kann erst in dem Abschnitt über die chemische Zusammensetzung des Muskels erörtert werden.

III. Chemie des Muskels.

Die Aufgabe, den Muskel in seine histologischen Bestandteile zu zerlegen und diese gesondert der chemischen Analyse zu unterwerfen, ist nicht erfüllbar. Die Untersuchung erstreckt sich daher auf das ganze Gewebe. In dieselbe gehen ein außer den Bestandteilen der Muskelfaser: Bindegewebige Substanzen, und zwar das weiße, fibrilläre (leimgebende) Bindegewebe der Sehnen, des *Perimysium externum* und *internum*, geringe Mengen elastischen Gewebes (in den genannten bindegewebigen Massen sowie in den Blut- und Lymphgefäßen des Muskels), die Sarkolemmschläuche (bindegewebige Strukturen besonderer Art, die dem elastischen Gewebe verwandt, aber weder mit ihm noch mit anderen Formen des Bindegewebes identisch sind[9]); Fett, Bestandteile des Nervengewebes, des Blutes sowie der zwischen Muskelfasern befindlichen Lymphe. Auf die Möglichkeit, letztere

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **43**, 206, 1888; s. a. Karpa, ebenda **112**, 199, 1906. — [2]) Compt. rend. de l'Acad. des scienc. **119**, 242, 1894. — [3]) Ebenda **105** (1889); Arch. de physiol. norm. et pathol. **1**, 675, 727. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **45**, 462, 1889. — [5]) Compt. rend. de l'Acad. **118**, **119** (1894); Arch. de physiol. norm. et pathol. 1894, p. 860. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **96**, 498, 1903. — [7]) Journ. of Physiol. **28**, 474, 1902. — [8]) Nagel, Arch. f. d. ges. Physiol. **58**, 293, 1894; R. F. Fuchs, Zeitschr. f. allg. Physiol. **4**, 359, 1904. — [9]) A. Ewald, Zeitschr. f. Biol. **26**, 1, 1889; Mall, Abhand. d. sächs. Ges. d. Wiss. **17**, 299, 1891.

durch andere Lösungen zu verdrängen, wird weiter unten zurückzukommen sein. An Masse treten alle diese Beimengungen sehr zurück gegenüber der Substanz der Muskelfasern, so daß die Analyse die Zusammensetzung der letzteren in ihren wesentlichen Zügen erkennen läßt.

Eine weitere Schwierigkeit für die Analyse besteht in der Schwerlöslichkeit oder Unlöslichkeit eines großen und gerade des wichtigsten Teiles der Muskelfasern, wenn man die möglichste Erhaltung des ursprünglichen Zustandes als Bedingung aufstellt. Mit wenig eingreifenden Mitteln läßt sich nur ein beschränkter Teil der organischen Substanzen des Muskels ausziehen. Man ist daher zur Gewinnung von Werten über die Zusammensetzung des ganzen Muskels, wie sie namentlich für die Zwecke von Ernährungs- und Stoffwechselversuchen nötig sind, bezüglich der organischen Bestandteile im wesentlichen auf die Methoden der Elementaranalyse, bezüglich der anorganischen Bestandteile auf die Aschenanalyse angewiesen.

Vollständige Elementaranalysen des Ochsenfleisches liegen vor von Rubner[1]), Stohmann und Langbein[2]), Argutinsky[3]) sowie von Köhler[4]). Letzterer befreite das Fleisch vollständig von Fett und fand im Mittel für Rindfleisch C 52,54, H 7,14, N 16,67, S 0,52, O 23,12 und einen Wärmewert von 5677,6 Kal. Bezüglich anderer Fleischarten vergleiche man das Original.

Der Wassergehalt des frischen Ochsenfleisches zeigt sehr große Schwankungen, die hauptsächlich durch den Fettgehalt bedingt werden. Bei sehr fettem Fleisch sinkt er im Mittel auf 53 Proz. und steigt bei magerem Fleisch auf 75 Proz. und höher[5]). Demgemäß ist auch das spezifische Gewicht ziemlich verschieden gefunden worden. Die vorliegenden wenig zahlreichen und methodisch nicht einwandfreien Bestimmungen ergeben Werte zwischen 1,04 und 1,07. Eine größere Zahl derselben rührt von Carvallo und Weiss her[6]); ihre Werte liegen zwischen 1,05 und 1,07.

Der Stickstoffgehalt frischen, von Fett möglichst befreiten Fleisches beträgt nach Voit 3,4 Proz.[7]). Von dem gesamten Stickstoff des Fleisches entfallen nach E. Salkowski[8]) nur 22,6 Proz. auf in Wasser lösliche Eiweißkörper; hiervon ist etwa die Hälfte koagulierbar. Unzweifelhaft größer, aber quantitativ nicht bekannt, ist die Ausbeute an löslichem Stickstoff, wenn die entbluteten und zerkleinerten Muskeln nach dem von v. Fürth angegebenen Verfahren[9]) mit physiologischer Kochsalzlösung ausgelaugt werden. Das derartig gewonnene eiweißhaltige Extrakt frischer Muskeln wird als Muskelplasma, der unlösliche Rest als Muskelstroma bezeichnet. A. Danilewsky[10]) hat zur Extraktion 5 bis 15 proz. Salmiaklösungen angewendet, das ausgezogene „Myosin" koaguliert, das Gerinnsel ausgewaschen und dieses wie auch das gewaschene unlösliche Stroma oder „Bündelgerüst" getrocknet. Er fand das Verhältnis zwischen Myosin und Gerüst schwankend zwischen den Werten 1 : 0,8 und 1 : 5. Nimmt man an, daß die beiden Rückstände den ganzen

---

[1]) Zeitschr. f. Biol. 21, 311, 1885. — [2]) Journ. f. prakt. Chem., N. F., 44, 364, 1891. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. 55, 345, 1894. — [4]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 31, 479, 1901. — [5]) J. König, Chemie der Nahrungs- und Genußmittel 1, 187—190, Berlin 1889. — [6]) Journ. de physiol. et de pathol. générale 1899. — [7]) Zeitschr. f. Biol. 1, 98, 1865. — [8]) Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1894, Nr. 48. — [9]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharm. 36, 232, 1895. — [10]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 7, 124, 1882.

Eiweißgehalt des Muskels darstellen, so würden 20 bis 56 Proz. extrahiert worden sein. Die Extraktion mit starken Salzlösungen kann aus unten anzuführenden Gründen nicht als ein geeignetes Verfahren bezeichnet werden.

Kühne, der sich zuerst durch ein originelles, aber umständliches Verfahren (Zerkleinerung des gefrorenen Muskels) Muskelplasma verschaffte, sah dasselbe ähnliche Veränderungen eingehen wie der absterbende Muskel. Er bezeichnete den spontan gerinnenden Eiweißkörper als Myosin [1]). Um die Trennung und Charakterisierung der Bestandteile des Muskelplasmas haben sich namentlich Halliburton [2]) und v. Fürth verdient gemacht [3]). Wie die Untersuchungen dieser Forscher ergeben haben, enthält das Muskelplasma der Säugetiere im wesentlichen nur zwei Eiweißkörper, die von v. Fürth als Myosin und Myogen bezeichnet werden. Letzteres ist in drei- bis viermal so großer Menge vorhanden.

Das Myosin ist ein globulinartiger phosphorfreier [4]) Eiweißkörper, der in reinem Wasser nicht löslich ist, wohl aber bei Anwesenheit von Neutralsalzen. Es fällt daher aus, wenn seine Lösungen mit Wasser verdünnt oder dialysiert werden. Auch durch verdünnte Säuren ist es fällbar. Durch Neutralsalze in höheren Konzentrationen wird es ausgesalzen, vollständig durch Ammonsulfat bei halber Sättigung. Der Niederschlag hat in hohem Maße die Neigung, in unlösliche Formen überzugehen. Auch ohne vorgängige Fällung scheidet sich das Myosin aus seinen Lösungen nach einiger Zeit aus, es gerinnt. Das Umwandlungsprodukt wird in Analogie zu dem Produkt der Blutgerinnung als Myosinfibrin bezeichnet. Werden Myosinlösungen erhitzt, so koagulieren sie zwischen 44 und 50°.

Der zweite Eiweißkörper, das Myogen, ist durch Dialyse nicht fällbar, durch Ammonsulfat wird es erst jenseits der halben Sättigung ausgesalzen, bei raschem Erhitzen wird es zwischen 55 und 65° koaguliert — alles Eigenschaften, die seine Trennung von dem Myosin ermöglichen. Der Niederschlag, der durch Sättigung der Lösung mit Ammonsulfat entsteht, hat nicht wie der des Myosins die Neigung unlöslich zu werden. Dagegen wandelt sich das in Lösung befindliche Myogen allmählich um in einen Körper, der dem Myosin ähnlich ist und wie dieses durch halbe Sättigung mit Ammonsulfat aussalzbar ist, sich aber durch eine sehr niedere Koagulationstemperatur (30 bis 40°) unterscheidet. Die Umwandlung des Myogens wird durch Einwirkung starker Neutralsalzlösungen sowie durch Erwärmen begünstigt. Das Umwandlungsprodukt, dessen Abstammung aus dem Myogen v. Fürth nachgewiesen hat, wird von ihm als lösliches Myogenfibrin bezeichnet. Letzteres geht dann weiter in eine unlösliche Modifikation, das Myogenfibrin, über. G. N. Stewart und Sollmann [5]) sind in einer sorgfältigen Untersuchung zu Ergebnissen gelangt, die mit denen v. Fürths in den meisten Punkten übereinstimmen. Da sie zur Extraktion stärkere Salzlösungen verwendeten und dieselben nahezu einen Tag lang einwirken ließen, verloren sie viel Myogen durch Umwandlung in lösliches Myogenfibrin, von welch letzterem sie fälschlich vermuten, daß es mit dem Myosin identisch ist.

---

[1]) Untersuch. über das Protoplasma, Leipzig 1864. — [2]) Journ. of Physiol. **8**, 133, 1888. — [3]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **36**, 231, 1895; Ergebn. d. Physiol. **1** (1), 110, 1902. — [4]) Whitfield, Journ. of Physiol. **16**, 487, 1894. — [5]) Journ. of Physiol. **24**, 427, 1899.

Über die Zusammensetzung des Myosins vgl. Kühne und Chittenden[1]). Unter dem Namen Mytolin hat unlängst W. Heubner[2]) ein Umwandlungsprodukt von anscheinend konstanter Zusammensetzung beschrieben, das sich aus den salzhaltigen Extrakten des Pferdefleisches bildet.

Nach Przibam[3]) kommen Myosin und Myogen bei allen Wirbeltieren vor, bei Fischen und Amphibien außerdem noch lösliches Myogenfibrin, bei Fischen endlich noch eine durch Essigsäure fällbare Substanz, die v. Fürth als Myoproteïd bezeichnet[4]).

Vergleicht man diese Erfahrungen mit den oben mitgeteilten Verkürzungsstufen bei der Wärmestarre, so ergibt sich folgendes: Der Warmblütermuskel zeigt nach Brodie und Richardson (s. oben S. 462) nur zwei Verkürzungsstufen, die zwischen den Temperaturen 40 bis 50 und 58 bis 62 auftreten. Sie entsprechen den Koagulationstemperaturen des Myosins und des Myogens. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß diese beiden Eiweißkörper im frischen Muskel vorhanden sind und nicht, wie Stewart und Sollman vermuten, erst nach dem Tode abgespalten werden[5]). Am Froschmuskel fanden Brodie und Richardson, wie bereits oben S. 461 angeführt, vier Verkürzungsstufen, die sie auf die Koagulation des löslichen Myogenfibrins, des Myosins und Myogens beziehen. Die letzte Verkürzung wird als Koagulation der Eiweißköper des Bindegewebes aufgefaßt, wofür sie sowohl eigene Versuche, wie die älteren von Hermann[6]) und Gotschlich[7]) anführen. In einer jüngst erschienenen Untersuchung[8]), in der das Verhalten des frischen, unzerkleinerten Muskels mit dem des Preßsaftes verglichen wird, findet Inagaki, daß von den vier bis fünf Verkürzungsstufen des Froschmuskels nur eine (die dritte) mit einer Eiweißfraktion des Preßsaftes genau zusammenfällt und daß der Preßsaft zwischen 47 und 55° ein reichliches Koagulum liefert, während der Muskel zwischen diesen Temperaturen seine Länge nicht ändert. Die Beziehung zwischen den Verkürzungsstufen und Eiweißfraktionen ist daher noch fraglich.

Ebenso schwierig ist es, die Erscheinungen der Totenstarre mit dem Verhalten der oben aufgezählten Eiweißkörper in Beziehung zu bringen. Es ist bereits erwähnt, daß sowohl das Myosin wie das Myogen (letzteres nach Umwandlung in lösliches Myogenfibrin) spontan in unlösliche Modifikationen oder Fibrine übergehen, um so rascher, je höher die Temperatur. Erreicht letztere den Koagulationspunkt, so tritt augenblickliche Starre ein. Es gewinnt somit den Anschein, als ob von der Totenstarre zur Wärmestarre ein stetiger Übergang besteht; dies war die Auffassung Kühnes[9]). Neuere Beobachtungen machen indessen die Gleichartigkeit der beiden Vorgänge sehr zweifelhaft. Folgende Bedenken seien erwähnt:

1. Die Totenstarre löst sich (ohne Fäulnis, s. oben) nach einiger Zeit und der Muskel kann dann noch erregbar sein (Mangold, a. a. O.). Die Wärmestarre löst sich nicht wieder und der Muskel bleibt dauernd unerregbar.

2. Der Eintritt der Totenstarre ist auch bei konstanter Temperatur zeitlich sehr variabel, so lange die Temperatur unter dem Koagulationspunkt bleibt. Die Wärmestarre tritt stets sofort ein, wenn die kritische Temperatur erreicht ist[10]).

3. Durch die Totenstarre wird der Muskel viel weniger steif und derb, sowie viel weniger trübe als wie durch die Wärmestarre. Durch verdünnte Salzsäure (0,2 Proz.) wird der totenstarre Muskel viel stärker aufgehellt als der wärmestarre[11]).

4. Der totenstarre Muskel zeigt, wenigstens in den meisten Fällen, noch die Erscheinungen der Wärmestarre, wenn auch eigentümlich modifiziert; vgl. dagegen Swale Vincent und Lewis, a. a. O. Auch ist das Plasma der totenstarren

---

[1]) Zeitschr. f. Biol. 25, 358, 1889. — [2]) Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. 53, 302, 1905. — [3]) Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 2, 143, 1902. — [4]) A. a. O. 1895, S. 259. — [5]) A. a. O. S. 457. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 7, 417, 1873. — [7]) Ebenda 54, 109, 1893. — [8]) Zeitschr. f. Biol. 48, 313, 1906. — [9]) Myol. Unters. Leipzig 1860, S. 66. — [10]) Man vgl. Brodie und Richardson, a. a. O. S. 142, 1899. — [11]) Dieselben a. a. O.

Muskeln in qualitativer Hinsicht kaum verschieden von dem des frischen Muskels, wenigstens soweit es die Eiweißkörper betrifft[1]). Es ist eben die Gerinnung bei der Totenstarre viel unvollständiger als bei der Wärmestarre, so daß auch im völlig totenstarren Muskel noch immer ein Teil der Eiweißkörper im ursprünglichen Zustande vorhanden sein kann. Das unter 1. und 2. Angeführte spricht aber dagegen, daß es sich nur um quantitative Differenzen handelt. Die bei der Totenstarre auftretenden Gerinnungen sind nicht reversibel[2]).

Die Veranlassung zum Eintreten der Totenstarre ist noch ganz dunkel. Versuche v. Fürths, ein die Totenstarre auslösendes Ferment nachzuweisen, haben nicht zum Ziele geführt, können aber auch nicht dagegen sprechen[3]). Man vgl. auch Halliburton, a. a. O. Dagegen konnte derselbe nachweisen, daß die nach Unterbrechung des Kreislaufes zunehmende Säuerung des Muskels nicht die Ursache der Starre sein kann[4]), wenn sie auch den Eintritt derselben beschleunigt. Daß bei der Lösung der Totenstarre ein eiweißverdauendes Ferment beteiligt ist, kann, namentlich nach den Beobachtungen R. Vogels[5]) über die intensiven autolytischen Vorgänge im starren Muskel, als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden. Die Isolation eines solchen ist indessen weder Vogel noch v. Fürth[6]) bisher geglückt. Über gegenteilige Angaben vgl. Hedin und Rowland[7]).

Außer den drei bisher erwähnten Eiweißkörpern und dem unlöslichen Stroma sind noch folgende stickstoffhaltige Bestandteile des Muskels bekannt.

Ein Albumin (Halliburtons Myoalbumin), das bei 73° gerinnt. Stets nur in geringen Mengen vorkommend, fehlt es bis auf Spuren, wenn die Muskeln, aus denen das Plasma dargestellt wird, vorher vom Blut befreit sind. Es stammt daher wahrscheinlich aus dem Blute bzw. der Lymphe[8]). Für den zwischen 70 und 75° gerinnenden Eiweißkörper des Froschmuskels ist indessen, nach Inagaki, eine solche Deutung nicht zulässig.

Das bereits oben erwähnte, in den Muskeln der Fische durch v. Fürth aufgefundene Myoproteïd[9]), dessen Natur noch nicht näher bekannt ist, enthält keine nennenswerte Mengen von Phosphor, und keine reduzierende Substanz.

Ein Nucleoproteïd hat Pekelharing[10]) durch Extraktion mit schwacher Sodalösung dargestellt. Die Ausbeute ist gering. Bei der Verdauung mit Pepsinsalzsäure fällt ein phosphorreiches Nucleïn aus. In das Blut gespritzt, bewirkt das Proteïd intravasculäre Gerinnung. Die Abstammung des Stoffes aus den Kernen des Muskels ist sehr wahrscheinlich.

Albumosen und Peptone sind im Extrakt des frischen Muskels nicht nachweisbar[11]), wohl aber erscheinen sie in zunehmender Menge infolge autolytischer Vorgänge nach dem Tode[12]).

Die Phosphorfleischsäure wurde von Siegfried[13]) im Muskelextrakte entdeckt und in Form ihrer Eisenverbindung (sog. Carniferrin) abgeschieden. Aus letzterer entsteht bei der hydrolytischen Zersetzung die Fleischsäure, die mit Antipepton identisch ist. Weitere Zersetzungsprodukte sind: Kohlensäure, Bernsteinsäure und Paramilchsäure, Phosphorsäure und eine Kohlenhydratgruppe. Die Phosphorfleischsäure ist demnach eine den Nucleïnen nahestehende Substanz, die sich

---

[1]) v. Fürth, Ergebn. d. Physiol. S. 120; Stewart und Sollmann, a. a. O. S. 456; Inagaki, a. a. O. — [2]) Saxl, Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 9, 1, 1906. — [3]) Ebenda 3, 544, 1903. — [4]) Im Gegensatz zu Schipiloff, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1882, S. 291. — [5]) Deutsch. Arch. f. klin. Med. 72, 291, 1902. — [6]) Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 3, 549, 1903. — [7]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 32, 533, 1901. — [8]) v. Fürth, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 36, 257, 1895. — [9]) A. a. O. S. 260. — [10]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 22, 245, 1896. — [11]) Whitfield, Journ. of Physiol. 16, 487, 1894. — [12]) Vogel, a. a. O. — [13]) Ges. d. Wiss. Leipz. Ber. 45, 485, 1893; Arch. f. Physiol. 1894, S. 401; Ber. d. deutsch. chem. Ges. 27, 2762, 1894; Zeitschr. f. physiol. Chem. 21, 360, 1896; Balke und Ide, ebenda S. 380; Krüger, ebenda 22, 95; Balke, ebenda 22, 248; M. Müller, ebenda 22, 561, 1897; Siegfried, ebenda 28, 524, 1899; Krüger, ebenda S. 530; Macleod, ebenda S. 535.

aber von letzterer dadurch unterscheidet, daß sie bei der Zerlegung nicht Eiweiß, sondern Pepton liefert. Siegfried bezeichnet sie daher als ein Nucleon. Die Zusammensetzung scheint etwas schwankend zu sein[1]). Die Menge im Muskel ist nicht groß. Siegfried fand in ruhenden Hundemuskeln 0,6 bis 2,4 auf Tausend, bei anhaltender Tätigkeit sank sie auf die Hälfte und weniger. Die Zahlen für die Muskeln erwachsener menschlicher Leichen halten sich zwischen 1 und 2 auf Tausend, während sie bei Neugeborenen wesentlich niedriger sind. Durch die erwähnten Tierversuche wird sehr wahrscheinlich, daß die Phosphorfleischsäure zu den Energiestoffen des Muskels gehört. Ihre Konstitution ist unbekannt.

Eine der vorstehenden vielleicht nahe verwandte Substanz ist die in sehr geringer Menge im Muskel vorhandene, von J. v. Liebig aufgefundene Inosinsäure, die unlängst von Haiser[2]) näher untersucht worden ist. Ihre Konstitution ist ebenfalls noch unbekannt.

Zwei organische Basen, Karnin, $C_6H_8N_4O_3 + H_7O$, und Karnosin, $C_9H_{14}N_4O_3$, sind aus Fleischextrakt gewonnen worden, die erstere von Weidl[3]), letztere von Gulewitsch und Amiradzibi[4]). Das Karnosin ist dem Arginin verwandt. Das Karnin ist von Wagner[5]) auch in Frosch- und Fischmuskeln nachgewiesen worden.

In jüngster Zeit hat Kutscher neben Methylguanidin eine Reihe bisher unbekannter Basen aus dem Fleischextrakt isoliert, die er vorläufig als Ignotin, Karnomuskarin, Neosin, Novaïn und Oblitin bezeichnet. Weitere Mitteilungen darüber sind in Aussicht gestellt[6]).

Ein regelmäßiger, in Mengen bis zu vier auf Tausend vorkommender Bestandteil der Muskeln, anscheinend aller Wirbeltiere, ist das Kreatin, Methylguanidinessigsäure $C_4H_9N_3O_2$, das unter Umständen direkt aus dem Muskelplasma auskristallisiert[7]). Das Kreatinin, das innere Anhydrid des Kreatins, findet sich im ausgeruhten Muskel nur in sehr kleiner Menge, wird aber durch Muskelarbeit vermehrt[8]).

Das Vorhandensein von Harnstoff im Warmblütermuskel ist in neuerer Zeit ebenso bestimmt geleugnet[9]), wie behauptet worden[10]). Berücksichtigt man, daß der Harnstoff im Blute stets vorhanden ist, und daß er, wenn auch langsam, in die Zellen einzudringen vermag, so müßte sein vollständiges Fehlen im Muskel befremdlich erscheinen. Bedeutungsvoll würde seine Anwesenheit erst werden, wenn seine Konzentration im Muskel sich höher herausstellen sollte als die im Blute.

Die Existenz eines besonderen, vom Hämoglobin des Blutes verschiedenen Muskelfarbstoffes, ist zuerst von Mac Munn angegeben worden[11]). Später hat dann Mörner[12]) gezeigt, daß der Farbstoff, den er Myochrom nennt, sich in der Tat, nach seinem spektralen Verhalten vom Hämoglobin etwas unterscheidet, dagegen bei der Spaltung das gewöhnliche Hämatin liefert. Über die Abhängigkeit des Farbstoffgehaltes von dem Alter und der Art des Tieres und von der Beanspruchung der Muskeln siehe K. B. Lehmann[13]).

Von den stickstofffreien organischen Bestandteilen des Muskels ist nach Quantität und physiologischer Bedeutung am wichtigsten das Glykogen.

Seine Menge ist sehr wechselnd, kann aber nach den Bestimmungen von Schöndorff[14]) bei geeigneter Ernährung bis zu 3,72 Proz. ansteigen. Die Bedeutung

---

[1]) Krüger, a. a. O. — [2]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. **104**, 205, 1895. — [3]) Ann. d. Chem. **158**, 353, 1871. — [4]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **30**, 565, 1900 u. Ber. d. deutsch. chem. Ges. **33**, S. 1902. — [5]) Sitzungsber. d. physikal.-med. Ges. Würzburg 1883. — [6]) Zentralbl. f. Physiol. **19**, 504, 1905 und Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel **10**, 528. — [7]) Mörner, Skand. Arch. f. Physiol. **5**, 272, 1895; Hoogenhuyze u. Verploegh, Zeitschr. f. physiol. Chem. **46**, 433, 1905; Urano, Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **9**, 104, 1907. — [8]) Monari, Jahresber. f. Tierchem. 1889, S. 296. — [9]) Nencki u. Kowarski, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharm. **36**, 395, 1895. — [10]) Schöndorff, Arch. f. d. ges. Physiol. **74**, 307, 1899; Blaikie, Journ. of Physiol. **23**, Suppl. 44, 1899. — [11]) Journ. of Physiol. **5**, XXIV, 1884 und **7**, I, 1886; Proc. Royal. Soc. **240**, 248, 1886; Zeitschr. f. physiol. Chem. **13**, 497, 1886. — [12]) Nordisk. Med. Ark., Festband 1897 u. Jahresber. f. Tierchem. 1897, S. 456. — [13]) Zeitschr. f. Biol. **45**, 324, 1903. — [14]) Arch. f. d. ges. Physiol. **99**, 191, 1903.

der Ernährung für den Glykogengehalt der Muskeln wurde zuerst von Luchsinger[1]) erkannt und dann von Böhm[2]) genauer festgestellt. Die Tatsache, daß im Hunger das Muskelglykogen viel langsamer schwindet als das Leberglykogen ist namentlich durch Aldehoff[3]) sichergestellt worden. Weitere Literatur, namentlich auch bezüglich des sehr schwankenden Glykogengehaltes verschiedener Muskeln s. Pflüger[4]), v. Fürth[5]). Nach dem Tode nimmt der Glykogengehalt der Muskeln ab[6]). Die Abnahme ist in hohem Maße abhängig von der Temperatur und steht, wie Böhm gezeigt hat[7]), nicht in Beziehung zur Totenstarre; sie findet auch im sterilen Muskel statt[8]).

Über die Existenz eines diastatischen Enzymes im Muskel vgl. man O. Nasse[9]), ferner Osborne und Zobel[10]).

Von den hydrolytischen Spaltungsprodukten des Glykogens ist der Traubenzucker seit langem vermutet, aber erst durch Panormoff[11]) identifiziert worden. Seine Menge ist sehr gering. Panormoff schätzte sie zu 0,01 bis 0,03 Proz., je nach der seit dem Tode verstrichenen Zeit. Die Annahme, daß diese kleinen Mengen aus dem Blute stammen, ist nach Panormoff nicht zulässig, da er sie auch in den blutfrei gewaschenen Muskeln vorfand. Dagegen kann ein unbekannter Teil des gefundenen Zuckers sehr wohl in der Zeit vom Tode des Tieres bis zur Verarbeitung der Muskeln aus dem Glykogen entstanden sein. In neuerer Zeit sind durch Osborne und Zobel[12]) auch dextrinartige Substanzen sowie Maltose nachgewiesen.

Ein ständiger Bestandteil des Muskels ist die Paramilchsäure, die rechtsdrehende Form der α-Oxypropionsäure, die im frischen Warmblütermuskel in Mengen bis 0,5 Proz. nachweisbar ist[13]). Die Beobachtung, daß dieselbe zu einem kleinen Teil dem wässerigen Muskelextrakt[14]) und ebenso dem alkoholischen[15]) durch Äther direkt entzogen werden kann, beweist, daß dieselbe in gewisser Menge im freien, nicht ionisiertem Zustande vorhanden sein muß. Einen Schluß auf die wirklich vorhandene Menge freier Milchsäure läßt aber das Verfahren aus naheliegenden Gründen nicht zu. Der bei weitem größere Teil der Milchsäure findet sich bei der Analyse an Alkalien gebunden. In hungernden Tieren ist die Milchsäure in den Muskeln deutlich vermindert.

Die ältere Annahme, daß die Milchsäure erst ein Produkt des toten und insbesondere des starren Muskels sei[16]), hat sich also nicht bestätigt. Es ist auch wenig wahrscheinlich, daß sich die Milchsäure erst bei der für die Extraktion notwendigen Zerkleinerung des Muskels bilden sollte[17]). Selbst eine Zunahme der Milchsäure bei der Starre, ist nach den Befunden von Blome[18]) und Heffter[19]), wenigstens für den Warmblütermuskel, sehr unwahrscheinlich geworden. Die neueren Untersuchungen von Osborne[20]), nach welchen die Bildung von Milchsäure mit der Unterbrechung des Kreislaufes einsetzen soll, sind nur auszugsweise mitgeteilt und gestatten deshalb kein Urteil.

Dagegen kann nicht bezweifelt werden, daß die (in der Regel durch Phenolphtaleïn titrierte) Acidität des Muskels bei der Starre zunimmt. Dies ist, abgesehen von älteren Angaben, sichergestellt durch Heffter in den oben angezogenen Untersuchungen, ferner durch Röhmann[21]) sowie v. Fürth[22]). Welche Säure

---

[1]) Züricher Vierteljahrsschr. **20**, 47, 1875. — [2]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **23**, 44, 1880. — [3]) Zeitschr. f. Biol. **25**, 137, 1889. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **96**, 144 u. 158, 1903; Pflüger, Glykogen, 2. Aufl., S. 158 u. 172. — [5]) Ergebn. d. Physiol. **2**, 574, 1903. — [6]) Cramer, Zeitschr. f. Biol. **24**, 67, 1887. — [7]) A. a. O. 1880 sowie Arch. f. d. ges. Physiol. **46**, 265, 1890. — [8]) Werther, Arch. f. d. ges. Physiol. **46**, 63, 1890. — [9]) Handb. d. Physiol. **1**, 278, 1879. — [10]) Journ. of Physiol. **29**, 6, 1903. — [11]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **17**, 596, 1893. — [12]) Journ. of Physiol. **29**, 1, 1903. — [13]) Heffter, Arch. f. experim. Pathol. und Pharm. **31**, 225, 1893 und ebenda **38**, 447, 1897. — [14]) Böhm, Arch. f. d. ges. Physiol. **23**, 44, 1880. — [15]) Heffter, a. a. O. — [16]) Nasse, Handb. d. Physiol. **1**, 288, 1879. — [17]) Vgl. Heffter 1897, S. 452. — [18]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **28**, 113, 1890. — [19]) A. a. O. — [20]) Journ. of Physiol. **26**, XLIX, 1901. — [21]) Arch. f. d. ges. Physiol. **50**, 84, 1891 u. **55**, 589, 1894. — [22]) Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **3**, 543, 1903.

hierfür verantwortlich zu machen ist, nachdem die Milchsäure anscheinend nicht in Betracht kommt, kann gegenwärtig noch nicht beantwortet werden. Ältere Beobachtungen sprachen für eine Abspaltung von Phosphorsäure aus organischer Bindung [1]). Auf Grund neuer Versuche hat indessen v. Fürth [2]) diese Annahme zurückgewiesen.

Ein seit langem bekannter, in sehr kleinen Mengen vorkommender Bestandteil ist der Inosit = Hexahydrobenzol). Seine Bedeutung ist dunkel.

Zu den regelmäßigen Bestandteilen des Muskels gehören Fettsäuren und deren Glyceride, ferner Cholesterin und Lecithin.

Die vollständige Extraktion dieser Substanzen ist durch bloße Ätherextraktion äußerst schwer, weil das Fett bzw. die Fettsäuren sich nicht nur zwischen, sondern auch in den Fasern finden (vgl. die anatomischen Vorbemerkungen S. 428); Dormeyer [4]). Bogdanow wies nach, daß die späteren Extrakte reicher an freien Fettsäuren sind als die ersten und hauptsächlich niedere Fettsäuren enthalten [5]). Daß diese letzteren Extrakte vorwiegend aus dem Sarkoplasma stammen, zeigte Bogdanow vermittelst Osmierung der extrahierten Muskeln.

Den anorganischen Bestandteilen des möglichst entfetteten, aber nicht vom Blut befreiten Muskelfleisches verschiedener Wirbeltierarten hat Katz [6]) eine sorgfältige Studie gewidmet, die sich neben dem Wassergehalt auf K, Na, Fe, Ca, Mg, P, Cl und S erstreckt.

Der Phosphor wurde in drei getrennten Teilen bestimmt, im wässerigen Auszuge, im alkoholischen Auszuge und im unlöslichen Rest, um eine annähernde Vorstellung zu gewinnen, wieviel von dem Phosphor in Gestalt von Phosphaten, Lecithinen und Nucleïnen im Muskel vorhanden ist.

In allen untersuchten Muskeln überwiegt das Kalium über das Natrium der Masse nach und, mit Ausnahme des Schweinefleisches, auch nach Äquivalenten. Im Schweinefleisch kommt ziemlich genau auf 1 Atom Kalium 1 Atom Natrium, während die übrigen Fleischsorten 3 bis 5 Kaliumatome auf 1 Natriumatom aufweisen. Das Verhalten des Schweinefleisches ist um so auffallender, als die Blutkörperchen des Schweines von allen bisher untersuchten Arten die natriumärmsten sind [7]). Ziemlich konstant, wenn auch gering, doch bei den Warmblütern größer als der Ca-Gehalt, ist der Mg-Gehalt aller Fleischsorten. Die Zahlen von Katz lassen ferner erkennen, daß die kaliumreichen Muskeln in der Regel auch phosphorreich sind. Die Phosphorsäuremenge des Froschmuskels ist, wie schon Overton betont hat [8]), mehr als ausreichend, um das ganze Kalium als sekundäres Phosphat zu binden. Dasselbe Resultat ergibt ein Vergleich der K- und P-Werte für den menschlichen Muskel. Der Chlorgehalt ist nicht einmal dem vorhandenen Na äquivalent, und würde am blutfreien Muskel noch geringer sein. Bringt man eine der vorhandenen Cl-Menge äquivalente Na-Menge in Abzug, so bleibt gegenüber der Phosphorsäure ein kleiner Überschuß basischer Affinitäten, für deren Absättigung andere Säuren in Frage kommen.

Eisenbestimmungen in einer noch größeren Zahl von (leider ebenfalls nicht blutfreien) Muskelsorten sind jüngst von Schmey ausgeführt worden [9]). Derselbe findet fast durchweg wesentlich niedrigere Zahlen als Katz. Von Interesse ist, daß die Farbe der Muskeln einen Schluß auf den Eisengehalt nicht gestattet. Bei Kaninchen sind die roten Muskeln, beim Schwein und Hunde dagegen die weißen die eisenreicheren, der Herzmuskel ist bei allen untersuchten Tieren eisenreicher als der Skelettmuskel. Die Muskeln alter Tiere sind eisenreicher als die junger, dagegen

---

[1]) Salkowski, Zeitschr. f. klin. Med. **17**, Suppl., 21, 1890. — [2]) A. a. O. S. 561. — [3]) Vgl. Hammarsten, Physiol. Chem., Wiesbaden 1904, S. 390. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 341, 1895 u. **65**, 90, 1897. — [5]) Ebenda **65**, 81, 1897 u. **68**, 408. — [6]) Ebenda **63**, 1, 1896. — [7]) Thelen, Dissert. Würzburg 1897; Abderhalden, Zeitschr. f. physiol. Chem. **25**, 65, 1898. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 226, 1904. — [9]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **39**, 215, 1903.

eisenärmer als fötale Muskeln. Einige Bestimmungen des Fe-Gehaltes von blutfrei gespülten Muskeln sind von Zaleski veröffentlicht worden[1]. Die Menge der anorganischen Bestandteile beträgt etwa 1 Proz. des frischen Muskels.

Die Reaktion frischer Muskelextrakte ist von v. Fürth neutral, schwach alkalisch oder schwach sauer gefunden worden[2].

1. Der Stoffwechsel des ruhenden und tätigen Muskels.

Zur Feststellung der Veränderungen, die im tätigen Muskel vor sich gehen, hat man vielfach die chemische Zusammensetzung des frischen Muskels verglichen mit der des ermüdeten. Das Verfahren muß die individuellen Unterschiede der benutzten Muskeln in den Kauf nehmen; es leidet ferner an dem Übelstande, daß der Versuch an jedem Präparate nur einmal ausführbar ist. Trotz dieser, eine gewisse Unsicherheit bedingenden Voraussetzungen, hat es doch eine Reihe wertvoller Resultate gezeitigt.

Über Änderungen im Eiweißbestande tätiger Muskeln ist wenig bekannt. Nach Kurajew[3] findet eine Abnahme derselben in tätigen Muskeln statt. Steyrer[4] beobachtete in einem Versuche eine Abnahme des Myosins, aber eine Zunahme des Myogens im Muskel. Ob die Größe der Arbeitsleistung bzw. der Ermüdung oder Erschöpfung auf das Resultat Einfluß nimmt, ist nicht bekannt.

Für die sogenannten stickstoffhaltigen Extraktivstoffe ist eine Änderung ihrer Menge teilweise sicher nachgewiesen.

Unter denselben beanspruchen die von Siegfried beschriebenen wasserlöslichen organischen Phosphorverbindungen, die sogenannten Nucleone, ein hervorragendes Interesse, da sie den Eiweißkörpern nahestehen und Kohlensäure, Phosphorsäure und Paramilchsäure abspalten können (s. oben). Vergleichende Bestimmungen dieser Körper in ausgeruhten und ermüdeten Muskeln haben übereinstimmend eine Abnahme infolge der Arbeitsleistung ergeben[5]. Macleod hat die Verteilung des Phosphors auf die wasserlöslichen und unlöslichen Bestandteile des Muskels näher untersucht und festgestellt, daß die Abnahme des organisch gebundenen wasserlöslichen Phosphors nur zum geringeren Teil auf Rechnung der Nucleone gesetzt werden kann und daß daneben noch andere bisher noch unbekannte phosphorhaltige Bestandteile des Muskels verschwinden. Die wasserunlöslichen organischen Phosphorverbindungen (Nucleïne?) zeigen dagegen eine geringe Zunahme, namentlich aber der anorganisch gebundene Phosphor im Wasserextrakt (Phosphate). Eine Vermehrung der Phosphorsäure ist übrigens schon vor längerer Zeit von Weyl und Zeitler[6] beobachtet worden, ferner eine Zunahme der Phosphorausscheidung durch den Harn von Klug und Olsavsky[7]. Aus einigen Versuchsreihen von Horst Oertel[8] ist indessen eine derartige Beziehung nicht ersichtlich.

Die Muskeltätigkeit ist mit einer Zunahme des Kreatins bzw. des Kreatinins verknüpft. Jedenfalls ist die Summe beider im ermüdeten Muskel vergrößert[9].

---

[1]) Med. Zentralbl. 1887, S. 66 u. 198. — [2]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **36**, 235, 1895. — [3]) Jahresber. f. Tierchemie **25**, 335, 1895. — [4]) Beiträge zur chem. Physiol. u. Pathol. **4**, 243, 904. — [5]) Siegfried, Ber. d. deutsch. chem. Ges. **28**, 518, 1895; Zeitschr. f. physiol. Chem. **21**, 376, 1896; Macleod, ebenda **28**, 535, 1899. — [6]) Ebenda **6**, 557, 1882. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **54**, 21, 1893. — [8]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **26**, 123, 1898. — [9]) Monari, Jahresber. f. Tierchem. 1887, S. 311 und 1889, S. 296.

Dieser Befund, der die älteren sich widersprechenden Angaben aufklärt, wird gestützt durch die Beobachtung von A. Gregor[1]), daß durch Muskelarbeit die Kreatininausscheidung im Harn regelmäßig, selbst bis zum Doppelten des Ruhewertes, ansteigt. Wie es scheint, ist das Kreatin ein bei der Einschmelzung von Muskelsubstanz auftretendes Zerfallsprodukt, da Demant[2]) in den Muskeln hungernder Tiere die Kreatinmenge vermehrt fand.

Eine Zunahme des Ammoniaks im Muskel sowie im arteriellen und venösen Blut während der Tätigkeit ist von A. Slosse[3]) nachgewiesen worden. Während der Curarevergiftung ist das Ammoniak des Muskels gegen den Ruhezustand nicht verändert, das des arteriellen, namentlich aber des venösen Blutes vermindert. Slosse hält dies für ein Zeichen des Aufhörens der Ammoniakbildung im curaresierten Muskel.

Seitdem S. Weiss[4]) mit Hilfe der von Brücke ausgearbeiteten Methode zur Darstellung des Glykogens eine Abnahme desselben um 24 bis 50 Proz. in tetanisierten Froschschenkeln (gegenüber den ungereizten der anderen Seite) festgestellt hatte, ist dieser Befund von einer großen Zahl von Forschern bestätigt worden. Bei Vergiftung mit Strychnin oder elektrischer Erregung sahen Abnahme bzw. Schwinden des Glykogens Rosenbaum[5]), Marcuse[6]), Monari[7]), Manché[8]), Morat und Dufour[9]), Seegen[10]). Külz[11]) hat zwar gefunden, daß durch angestrengte Bewegung allein es schwer ist, den Glykogengehalt der Muskeln stark herabzudrücken (Strychninisierung ist viel wirksamer), er konnte aber doch das Wesentliche der vorgenannten Befunde bestätigen, um so mehr, als er fand, daß die Leber, im Gegensatz zu den Muskeln, unter der Wirkung angestrengter Bewegung ihr Glykogen in wenigen Stunden fast vollständig einbüßt. In noch höherem Grade als die Skelettmuskeln ist das Herz befähigt sein Glykogen zurückzuhalten bzw. auf Kosten anderer Organe oder Ausgangsmaterialien zu erneuern[12]). Man kann also sagen, daß der Glykogenverbrauch infolge Muskeltätigkeit eine der sichersten Erfahrungen auf dem Gebiete der Muskelchemie darstellt. In Übereinstimmung hiermit zeigt sich, daß das Fernhalten der Erregungen von den Muskeln mittels Durchschneidung ihrer Nerven oder das Rückenmark auf ihren Glykogenbestand konservierend einwirkt[13]).

Es ist beachtenswert, daß angestrengte Muskeltätigkeit auf den Glykogenvorrat weniger stark zehrend zu wirken scheint als starke Wärmeentziehung. Böhm und Hoffmann[14]) sahen das Glykogen aus dem Körper ihrer gefesselten und tracheotomierten Versuchstiere unter stetigem Sinken der Körpertemperatur in wenigen Stunden schwinden, obwohl die Tiere sich zumeist ziemlich ruhig verhielten. Es wäre also denkbar, daß das Muskelglykogen in einer besonderen Beziehung zur Wärmeregulation steht.

---

[1]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 31, 110, 1900. — [2]) Ebenda 3, 388, 1879. — [3]) Travaux du lab. de physiolog. Institut Solvay 5, 39, 1902. — [4]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 64, I. Abt., 1871. — [5]) Nach R. Böhm, Arch. f. experim. Pathol. und Pharm. 15, 450, 1882. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 39, 425, 1886. — [7]) Jahresber. f. Tierchem. 1889, S. 303. — [8]) Zeitschr. f. Biol. 25, 163, 1889. — [9]) Arch. de Physiol. normale et pathologique 24, 457, 1892. — [10]) Arch. f. Physiol. 1895, S. 242; Zentralbl. f. Physiol. 9, 193. — [11]) Festschrift für C. Ludwig, Marburg 1890, S. 109. — [12]) Aldehoff, Zeitschr. f. Biol. 25, 137, 1889; Jensen, Zeitschr. f. physiol. Chem. 35, 514 und 525, 1902. — [13]) Vgl. Böhm und Hoffmann, Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol. 8, 422, 1878; Boldt, Dissert. Würzburg 1893; Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1899, S. 333; Vay, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 34, 45, 1894. — [14]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 8, 375, 1878.

Vergleichende Bestimmungen des Zuckergehaltes im ruhenden und ermüdeten Muskel scheinen nur von Monari ausgeführt worden zu sein[1]): sie haben schwankende Resultate ergeben, bald Vermehrung, bald Verminderung. Die Frage ist also noch eine offene. Abgesehen davon, daß eine genaue Ermittelung der kleinen im Muskel vorhandenen Zuckermengen durchaus nicht leicht ist (man vgl. oben die Befunde von Panormoff, sowie Osborne und Zobel), wird auch eine ev. nachweisbare Änderung nicht ohne weiteres zu deuten sein, da sowohl Steigen wie Sinken des Zuckergehaltes auf mehr als eine Weise zustande kommen kann.

Sehr wenig erklärt ist auch die Frage nach der Milchsäurebildung im tätigen Muskel.

Beobachtungen am lebenden Tier stellen eine Abnahme der Milchsäure im tätigen Muskel außer Zweifel[2]). Daß dieselbe wenigstens zum Teil auf einer Auswaschung durch das im tätigen Muskel stärker strömende Blut beruht, ist nach den Versuchen von P. Spiro[3]) wahrscheinlich. Er fand im Blute tetanisierter Tiere über $^1/_2$ Proz. Milchsäure, eine Menge, wie sie nach den Bestimmungen von Gaglio[4]), Berlinerblau[5]) und Irisawa[6]) für gewöhnlich im Blute nicht vorkommt. Auch v. Frey[7]) bemerkte bei seinen Durchleitungsversuchen in den Perioden der Tätigkeit des Muskels eine verstärkte Austreibung von Kohlensäure aus dem Blute durch fixe Säuren. Er fand in einem Versuche im Blute eine der ausgetriebenen Kohlensäure äquivalente Menge Milchsäure. Auf eine Säuerung des Blutes durch den tätigen Muskel deuten ferner die Versuche von N. Zuntz mit Geppert, A. Loewy und C. Lehmann[8]). Nach Marcuse[9]) und Werther[10]) tritt die Milchsäure beim Frosch auch in den Harn über.

In bezug auf das Verhalten der Milchsäure bzw. der in Äther löslichen Säuren in ausgeschnittenen nicht durchbluteten Muskeln von Fröschen sind die Angaben widersprechend. Warren[11]), der den ätherischen Auszug der gereizten Muskeln verglich mit dem der ruhenden, fand ersteren weniger sauer als letzteren. Marcuse und Werther[12]) konnten dagegen eine Zunahme der Milchsäure konstatieren.

Hier, wie bei den viel zahlreicheren Versuchen, die eine Zunahme der sauren Affinitäten im tätigen Muskel (ohne Entscheidung über die nähere Natur der Säure) nachwiesen (Moleschott und Battistini[13]), Dreser[14]), Zillesen[15]); Röhmann[16]), Gotschlich[17]), muß gefragt werden, wie weit es sich noch um normale Verhältnisse handelt und ob nicht, infolge der Abwesenheit des Sauerstoffs, die Zersetzung eine unvollständige wird. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß stärkere Reizung nicht durchbluteter Muskeln, wie Fletcher (s. unten) gezeigt hat, sehr leicht zum vorzeitigen Eintritt der Starre führt, und es ist zum mindesten nicht nachgewiesen, daß die chemischen Umsetzungen bei dieser identisch sind mit denen des tätigen Muskels. Endlich könnte die von Warren gefundene Abnahme der ätherlöslichen Säuren auf einen Verbrauch derselben durch den tätigen Muskel beruhen. Ein Entscheid ist gegenwärtig nicht möglich.

---

[1]) Jahresber. f. Tierchem. 1889, S. 303. — [2]) Astaschewsky, Zeitschr. f. physiol. Chem. **4**, 397, 1880; J. W. Warren, Arch. f. d. ges. Physiol. **24**, 391, 1881; Monari, Jahresber. f. Tierchem. 1889, S. 303; Heffter, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **31**, 255, 1893. — [3]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **1**, 111, 1877. — [4]) Arch. f. Physiol. 1886, S. 400. — [5]) Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol. **23**, 333, 1887. — [6]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **17**, 340, 1892. — [7]) Arch. f. Physiol. 1885, S. 533. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. **42**, 189, 281 u. 284, 1888. — [9]) Ebenda **39**, 425, 1886. — [10]) Ebenda **46**, 63, 1890. — [11]) Ebenda **24**, 391, 1881. — [12]) A. a. O. — [13]) Arch. Ital. de Biolog. **8**, 90, 1887. — [14]) Zentralbl. f. Physiol. **1**, 195, 1887. — [15]) Zeitschr. f. physiol. Chem. **15**, 387, 1891. — [16]) Arch. f. d. ges. Physiol. **50**, 84, 1891. — [17]) Ebenda **56**, 355, 1894.

2. Der Gaswechsel des Muskels.

Eine fortlaufende Bestimmung der Umsetzungsprodukte des ruhenden und tätigen Muskels unter Vermeidung zerstörender analytischer Eingriffe muß sich naturgemäß auf solche Stoffe beschränken, die leicht nachweisbar sind und für die ein rascher Konzentrationsausgleich zwischen Muskelzelle und umgebender Flüssigkeit möglich ist. Diesen Bedingungen genügen vor allem die Gase.

Versuche über den Gaswechsel ausgeschnittener Froschmuskeln sind in neuerer Zeit hauptsächlich von Tissot und Fletcher ausgeführt. Über die älteren einschlägigen Beobachtungen, unter welchen besonders die von L. Hermann zu nennen sind, vgl. man die Darstellung bei Nasse [1]).

Tissot [2]) findet, daß die abgegebene Kohlensäure teils physikalischen, teils physiologischen Ursprungs ist und daß letztere geringer ausfällt, wenn sich der Muskel in einem indifferenten Gase (N oder H) befindet. Tetanisierte Muskeln liefern mehr Kohlensäure als ruhende, dabei steigt der respiratorische Quotient von 0,4 bis 0,5 auf 0,6 bis 0,7. Übrigens nimmt der Gaswechsel vom Momente des Ausschneidens beständig ab. Ähnliche Erfahrungen machte derselbe auch an isolierten Warmblütermuskeln [3]), wobei er, wie früher schon Hermann, auf die mächtige Steigerung des Gaswechsels durch die Fäulnis aufmerksam wurde. Verfasser hat daher streng aseptisch gearbeitet. Wurden die Versuche bei steigenden Temperaturen ausgeführt, so wuchs der O-Verbrauch nur bis zu den Temperaturen der ersten Stufe der Wärmestarre, während die Kohlensäureabgabe selbst bis 70° eine fortschreitende Zunahme aufwies. Der hitzestarre Muskel absorbiert keinen Sauerstoff mehr, scheidet aber noch Kohlensäure aus.

Die Angabe von Garnier und Lambert [4]), daß ein ausgeschnittener Hundemuskel einen lebhafteren Gaswechsel zeigt, wenn seine Gefäße mit 0,7 Proz. Kochsalz ausgespritzt werden, erklärt sich wohl durch die erregende Wirkung dieser Lösung. Joteyko und Richet [5]) beobachteten an völlig ermüdeten Muskeln eine Erholung durch Sauerstoff.

Mit viel feinerer Methodik und namentlich mit strengerem Innehalten der physiologischen Bedingungen ist das Problem von Fletcher aufgenommen worden [6]). Er benutzte den von Blackmann zur Messung der Kohlensäureausscheidung von Pflanzen konstruierten Apparat [7]), welcher gestattet, in Perioden von 10 oder mehr Minuten Dauer die Kohlensäure zu messen, die von einem sehr schwachen, den Muskel umspülenden Luftstrom (meist 2 ccm pro Minute) mitgeführt wird. $^1/_{50}$ ccm CO_2 konnte noch sicher nachgewiesen werden. Der Apparat war in doppelter Ausführung vorhanden, so daß der Kontrollversuch gleichzeitig stattfinden konnte.

Die gewöhnliche Kurve der Kohlensäureentwickelung kann in drei Abschnitte zerlegt werden: der erste von etwa 5 Stunden Dauer zeigt ein zunächst rasches, dann langsameres Absinken auf die Hälfte oder noch weniger des anfänglichen Wertes, der zweite, viel längere Abschnitt, zeigt ein noch langsameres Sinken der CO_2-Ausscheidung bis zu den minimalen Werten des dritten Abschnittes, auf welchem der Muskel bleibt, sofern nicht Fäulnis

---

[1]) Handb. d. Physiol. **1**, 285, 310 u. 317, 1879. — [2]) Compt. rend de l'Acad. des scienc. **120**, 568 u. 641, 1895; Compt. rend. de la Société de biol. **47**, 158, 177 und 449; Arch. de physiol. normal. et pathol. **27**, 469, 492, 641, 663. — [3]) Ebenda **26**, 838, 1894. — [4]) Compt. rend. de la Société de biologie **49**, 166, 1897. — [5]) Ebenda **48**, 146, 1896. — [6]) Journ. of Physiol. **23**, 10, 1898. — [7]) Phil. Trans. Roy. Soc. **186** B, 485, 1895.

eintritt, durch die die CO_2-Ausgabe rapid emporgeht. Im Beginn des zweiten Abschnittes tritt häufig, aber nicht immer, eine unregelmäßig über mehrere Stunden sich erstreckende vorübergehende Vermehrung der CO_2 ein, die, wie Verfasser zeigt, durch die einsetzende Starre bedingt ist. Wie vergleichende Versuche in einer sauerstofffreien Atmosphäre zeigen, ist etwa $^1/_5$ der im ersten Abschnitt abgegebenen CO_2 während des Versuches auf Kosten des Sauerstoffs neu gebildet. Verfasser macht es ferner wahrscheinlich, daß von dem Rest der CO_2 der größte Teil bereits im Muskel vorhanden ist und aus ihm heraus diffundiert. Ob daneben auch eine anaerobische Abspaltung von CO_2 stattfindet, bleibt unentschieden. Wird in dem ersten Abschnitt der Muskel zu wiederholten, aber nicht ermüdenden Kontraktionen veranlaßt, so tritt eine Steigerung der CO_2-Ausscheidung entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Grade auf. Ist die Tätigkeit dagegen eine ermüdende, so ist die Zunahme der CO_2 deutlich, zugleich stellen sich aber auch die Zeichen der beginnenden Starre ein.

In zwei weiteren Arbeiten [1]) hat Verfasser insbesondere die Kohlensäureabgabe in einer Sauerstoffatmosphäre genauer untersucht und die zum Teil an dem viel vorteilhafteren *M. sartorius* angestellten Versuche noch dadurch vervollkommnet, daß auch die Längenänderungen des ruhenden oder gereizten Muskels aufgezeichnet werden konnten. Die wichtigsten Ergebnisse sind:

1. Der Muskel bleibt bei genügender Sauerstoffzufuhr länger erregbar (längste beobachtete Zeit 42 Stunden). Sauerstoff macht den Muskel weniger ermüdbar und befördert seine Erholung.

2. Die Totenstarre tritt im Sauerstoff sehr spät und unvollständig oder überhaupt nicht auf. Der Muskel verliert dann allmählich seine Erregbarkeit, ohne sich zu verkürzen und zu trüben. Die Kohlensäurebildung ist hierbei in viel höherem Maße gesteigert als bei dem erstarrenden Kontrollmuskel in Luft oder Stickstoff.

3. Die Muskeltätigkeit ist im Sauerstoffstrom von einer deutlichen Zunahme der Kohlensäurebildung begleitet, die der Stärke und Zahl der Kontraktionen ungefähr proportional ist. Diese Kohlensäurebildung ist unvollständig oder fehlend in Luft oder Stickstoff. (Die gesteigerte Sauerstoffzehrung des tätigen, ausgeschnittenen Muskels ist jüngst von Thunberg [2]) nachgewiesen worden).

Die Befunde stehen in voller Übereinstimmung mit der erhaltenden Wirkung, welche der Sauerstoff auf die Tätigkeit des ausgeschnittenen Warmblüterherzens ausübt. Sie stützen ferner die Annahme von Hoppe-Seyler [3]), daß bei der Muskeltätigkeit die chemischen Umsetzungen nur dann bis zur Bildung von Kohlensäure fortschreiten, wenn genügender Sauerstoff vorhanden ist, während bei Sauerstoffmangel Milchsäure als Zwischenprodukt auftritt. Durch die Anhäufung dieser Säure im zirkulationslosen Muskel, der sich in Luft oder einer Stickstoffatmosphäre befindet, wird auch die das Erstarren begünstigende Wirkung ermüdender Arbeit erklärlich [4]). Durch die Versuche Fletchers werden ferner die einigermaßen schwankenden Resultate

---

[1]) Journ. of Physiol. **28**, 354 u. 474, 1902. — [2]) Festschr. f. Hammarsten, Upsala 1906. — [3]) Vgl. Araki, Zeitschr. f. physiol. Chem. **19**, 422 u. 476, 1894. — [4]) Vgl. v. Fürth, Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **3**, 552, 1903.

verständlich, die bei der Durchleitung von Blut durch ausgeschnittene Muskeln erhalten worden sind[1]). Es zeigt sich bei diesen, aus dem Leipziger Laboratorium hervorgegangenen Arbeiten eine um so geringere Wirkung der Muskelkontraktion auf die CO_2-Bildung, je spärlicher die Zufuhr von Sauerstoff ist. Minot, der Serum statt Blut durchleitete, konnte überhaupt keine derartige Abhängigkeit finden, während v. Frey, dessen Versuchseinrichtung eine konstante und relativ reichliche Durchströmung ermöglichte, die Steigerung der Kohlensäure niemals vermißte. Aber auch bei den letztgenannten Versuchen nahm die Kohlensäurebildung nicht in demselben Maße zu wie die Sauerstoffzehrung, ein Ergebnis, das um so mehr auf eine unvollständige Oxydation bezogen werden darf, als das Eindringen fixer Säuren in das Blut (Milchsäure) nachgewiesen werden konnte. Sehr bezeichnend in dieser Richtung ist auch die Beobachtung, daß die respiratorischen Quotienten um so größer sind, je niedriger die Versuchstemperatur, wie aus den Versuchen v. Freys und besonders deutlich aus denen von Rubner hervorgeht. Dies bedeutet, daß die Sauerstoffzufuhr um so besser zureicht, je kühler der Muskel. Es kann endlich nicht bezweifelt werden, daß in den Durchleitungsversuchen, genau so wie in den Versuchen Fletchers, eine durch Stunden anhaltende Diffusion fertig gebildeter Kohlensäure stattfindet, da Blut sowohl wie Serum vor der Durchleitung ihre Kohlensäurespannung mit der atmosphärischen Luft ins Gleichgewicht gesetzt haben. Hierfür spricht, daß in den Versuchen v. Freys, soweit sie nicht durch das frühzeitige Auftreten der Starre beeinträchtigt sind, ein stetiges Absinken des respiratorischen Quotienten bemerkbar ist. Auf der Diffusion von Kohlensäure beruht höchst wahrscheinlich auch die relative Unabhängigkeit der CO_2-Ausscheidung von der Temperatur und die dadurch bedingten außerordentlich hohen Werte für die respiratorischen Quotienten, die Rubner in den Versuchen bei niederer Temperatur (6 bis 10°) gefunden hat.

Die Steigerung des menschlichen Gaswechsels infolge von Muskeltätigkeit scheint zuerst von Lavoisier und Seguin untersucht worden zu sein[2]). In neuerer Zeit hat Speck bei seinen ausgedehnten Studien über die menschliche Atmung[3]) den Einfluß der Muskelarbeit auf Ventilationsgröße, Zusammensetzung der Exspirationsluft und CO_2-Ausscheidung ausführlich berücksichtigt und ebenso sind Henriot und Richet[4]) bei ihren mit ähnlicher Methode ausgeführten Untersuchungen auf die Frage eingegangen. Die Versuche ergaben in der Regel ein Steigen des respiratorischen Quotienten, wie dies auch früher von Pettenkofer und Voit beobachtet worden ist[5]). Die Ausnutzung der freigemachten chemischen Energie berechnen Henriot und Richet zu $^1/_9$ bis $^1/_7$.

Chauveau und Tissot[6]) haben den Gaswechsel bei „statischer" Kontraktion bestimmt, die aber nur 2 Minuten dauerte. Sie finden die Zunahme des Gaswechsels proportional der Hubhöhe und dem gehobenen Gewichte. Nach Chauveau[7]) ist ferner ein gewaltiger Unterschied (wie 1 : 2) im Gaswechsel nachweisbar, je nachdem ein Gewicht von schwächerer oder stärkerer Beugestellung aus um den

---

[1]) Szelkow 1862, Ludwig u. Schmidt 1869, Minot 1874; vgl. Nasse, Handb. d. Physiol. **1**, 310 u. 317, 1879; v. Frey u. Gruber, Arch. f. Physiol. 1885, S. 519; v. Frey, ebenda S. 533; Rubner, ebenda 1885, S. 38. — [2]) Vgl. Voit, Handb. d. Physiol. **6**, 187, 1881. — [3]) Marburger naturw. Ges. **10** (1871); Deutsch. Arch. f. klin. Med. **45**, 461, 1889; Physiologie des menschlichen Atmens, Leipzig 1892. — [4]) Compt rend. de l'Acad. d. scienc. **104**, 1865 u. **105**, 76. — [5]) Zeitschr. f. Biol. **2**, 538, 1866. — [6]) Compt. rend. de l'Acad. d. scienc. **123**, 1236, 1896. — [7]) Ebenda **123**, 151, 1896.

gleichen Betrag gehoben wird. In weiteren Mitteilungen, zum Teil mit Tissot, de Varigny und Laulanié[1]), wird die Veränderung des respiratorischen Quotienten an Menschen und Tieren während positiver und „negativer“ Arbeit (Auf- und Absteigen von Treppen) studiert und daraus Schlüsse auf die Natur der zersetzten Stoffe gezogen.

In letzter Zeit hat Johansson[2]) Versuche mitgeteilt, in denen lediglich die Ausscheidung der Kohlensäure in der Respirationskammer von Tigerstedt und Sondén unter der Wirkung verschiedener Arbeitsleistungen bestimmt wurde. Veranlassung hierzu war die Beobachtung, daß bei möglichst vollständiger Muskelruhe im wachen Zustande die stündliche Kohlensäureabgabe auf zwei Drittel des gewöhnlichen Ruhewertes herabgedrückt werden kann[3]). Die Versuche an einem Arbeitsmesser besonderer Konstruktion erstreckten sich auf positive, negative und statische Arbeit. Bei positiver Arbeit (Heben eines Gewichtes) wuchs die Kohlensäureausscheidung proportional der geleisteten Arbeit, solange letztere gewisse Werte nicht überschritt und auch sonst einige Bedingungen eingehalten wurden (Nüchternheit, Einübung, Vermeidung von Nebenbewegungen usw.[4]). Das subjektive Gefühl der Anstrengung steht in keinem Zusammenhang mit der Größe der Kohlensäureabgabe. Bei statischer Arbeit (Halten eines Gewichts) fanden Johansson und Koraen[5]) nur bei geringer Muskelverkürzung und Belastung die Kohlensäureausscheidung der Dauer der Arbeit annähernd proportional, sonst rasch zunehmend. Ähnliche Resultate erhielten neuerdings Bornstein und Poher[6]). Die negative Arbeit (Herablassen eines Gewichtes) fanden Johansson und Koraen[7]) nicht prinzipiell verschieden von der statischen. Versuche mit Zufuhr von Nahrung während der Arbeit[8]) bedürfen besonderer Vorsichtsmaßregeln, um vergleichbar zu sein, ergeben aber dann keinen wesentlichen Unterschied, je nachdem die Zufuhr aus Kohlehydraten, Fett oder Eiweiß besteht. Wird aber der Körper durch Hunger und kräftige Muskeltätigkeit glykogenarm gemacht, so hat die Art der nachfolgenden Ernährung Einfluß auf die Kohlensäureausscheidung bei der Arbeit[9]).

In besonders eindringender, vielseitiger und umfassender Weise ist die Veränderung des Stoffwechsels durch Muskelarbeit von Zuntz und dessen Schülern in Angriff genommen worden. Durch gleichzeitige Messung des Gaswechsels und der Arbeitsleistung beim Pferde haben Zuntz, C. Lehmann und Hagemann[10]) den Sauerstoffverbrauch für die horizontale Fortbewegung pro Meter Weg und Körperkilo, sowie für die Einheit der Steigarbeit und der Zugarbeit bestimmt. Der respiratorische Quotient ging während der Arbeit meist etwas herab. Die Analyse der Nahrung sowie von Harn und Kot, erlaubte bei Konstanz des Körpergewichtes die Resultate des Respirationsversuches zu kontrollieren. Die Versuche wurden dann durch Katzenstein[11]) auf den Menschen ausgedehnt und auch hier die Arbeit durch Gehen und Steigen auf einer mechanisch bewegten Tretbahn gemessen. Der respiratorische Quotient blieb wiederholt bei Ruhe und Arbeit gleich. Der Sauerstoffverbrauch für die Einheit der Steigarbeit schwankte bei verschiedenen Individuen weniger als der für Horizontalbewegung (pro Meter Weg und Körperkilo), was mit der verschiedenen

---

[1]) Compt. rend. de l'Acad. d. scienc. **122**, 1163, 1169 u. 1244. — [2]) Skand. Arch. f. Physiol. **11**, 273, 1901. — [3]) Ebenda **7**, 123, 1897 u. Nordisk med. Ark. **22**; Skand. Arch. f. Physiol. **8**, 85, 1898. — [4]) Johansson u. Koraen, Skand. Arch. f. Physiol. **14**, 60, 1903. — [5]) Ebenda **13**, 229, 1902. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **95**, 146, 1903. — [7]) A. a. O. — [8]) Johansson u. Koraen, Skand. Arch. f. Physiol. **13**, 251, 1902. — [9]) Koraen, Skand. Arch. **16**, 381, 1904. — [10]) Landwirtschaftl. Jahrb. **18** (1889). — [11]) Arch. f. d. ges. Physiol. **49**, 330, 1891 u. Zuntz, Arch. f. Physiol. 1890, S. 367.

Gangart zusammenhängt. Die Berechnung der Gangarbeit des ganzen Individuums (pro Minute 315 kgm), gibt kleinere Werte als die von Marey und Demeny abgeleiteten. Über die der Berechnung zugrunde liegenden Voraussetzungen s. auch O. Frank[1]). Pferd und Mensch leisten Steigarbeit merklich gleich ökonomisch, bei horizontaler Fortbewegung ist das Pferd im Vorteil. Die Geschwindigkeit hat indes auf letzteren Wert sehr großen Einfluß (nicht so beim Hunde[2]). Arbeit am Ergostaten ist viel weniger ökonomisch. Aus dem kalorischen Werte des Mehrverbrauches von Sauerstoff während der Gangarbeit berechnet sich die Ausnutzung der frei gemachten Energie oder der Wirkungsgrad zu 35 Proz.

In Fortführung dieser Arbeiten wurde durch A. Löwy[3]) gezeigt, daß durch Muskelarbeit nur dann ein Steigen des respiratorischen Quotienten eintritt, wenn der von dem Grade der Muskelanstrengung abhängige Sauerstoffbedarf durch Atmung und Kreislauf nicht genügend gedeckt werden kann. Dies tritt bei überangestrengten, nicht trainierten oder nicht leistungsfähigen Muskeln ein. Werden solche Störungen vermieden, so bleibt der respiratorische Quotient konstant und der Gaswechsel sinkt am Schlusse der Arbeitsperiode in wenigen Minuten auf den Ruhewert herab.

Versuche an Hunden, über die Zuntz berichtet[4]), ergaben zunächst (im Gegensatz zum Menschen) einen erheblichen Arbeitsaufwand für das Stehen gegenüber dem Liegen. Der Gaswechsel für die Einheit der Zugarbeit ist nicht konstant, sondern wächst mit dieser Arbeit, ist dagegen für die Einheit der Steigarbeit ziemlich konstant, solange die Neigung der Bahn keine übermäßige ist. Der Energieverbrauch bei letzterer zeigt bei Pferd, Hund und Mensch eine bemerkenswerte Übereinstimmung; rund 33 Proz. derselben werden mechanisch nutzbar. Der Arbeits- und Energieaufwand für den Gang ist beim Pferde am geringsten, beim Hunde am größten und ungefähr proportional der Körperoberfläche. Beim Vergleich des Energieaufwandes für eine bestimmte Arbeit (1 m Weg bei starkem Bergaufsteigen) ergab sich für

Vorwiegende Eiweißernährung	2,58 Kal.
Vorwiegende Fetternährung	2,58 „
Vorwiegende Zuckerernährung	2,60 „

Hieraus ist zu schließen, daß die Nährstoffe sich annähernd im Verhältnis ihrer Verbrennungswärmen für die Arbeitsleistung vertreten.

Diese am Hunde gewonnenen Ergebnisse wurden weiterhin von Zuntz in Gemeinschaft mit Heinemann, Frentzel und Reach auch für den Menschen bestätigt[5]). Gleichzeitig ist durch Caspari und Bornstein und weiterhin durch Löwy[6]) die Eiweißzersetzung bei Ruhe und Muskelarbeit und verschiedener Ernährungsweise untersucht worden, wobei sich zeigte, daß das Stickstoffgleichgewicht der Ruheperiode bei kalorisch ausreichender Kost durch den Übergang in die Arbeitsperiode nur dann gestört wurde,

[1]) Ergebn. d. Physiol. 3, II, 476 ff., 1904. — [2]) Zuntz, Arch. f. d. ges. Physiol. 95, 192, 1903. — [3]) Ebenda 49, 405, 1891. — [4]) Arch. f. Physiol. 1894, S. 541, 1896, S. 358; Arch. f. d. ges. Physiol. 68, 191, 1897; Frentzel, Ebenda S. 212. — [5]) Arch. f. Physiol. 1897, S. 535; Zentralbl. f. Physiol. 13, 104, 1899; Arch. f. d. ges. Physiol. 83, 441, 477 und 557, 1901. — [6]) Ebenda 83, 509 und 540, 1901; Arch. f. Physiol. 1901, S. 299.

wenn noch keine Gewöhnung an die verlangte Leistung bestand. War die Einübung erreicht, so war Neigung zum Stickstoffansatz vorhanden, selbst wenn dafür Körperfett eingeschmolzen werden mußte. Auf ein derartiges Verhalten der Eiweißzersetzung deuteten übrigens schon die älteren Versuche von Oppenheim [1]). Es kann daher die von Argutinsky [2]) und Krummacher [3]) beobachtete zum Teil erhebliche Steigerung der Eiweißzersetzung infolge Muskelarbeit nicht als eine regelmäßige Erscheinung gelten, sondern als eine durch die speziellen Versuchsbedingungen veranlaßte.

Der Nachweis, daß erhebliche Muskelarbeit geleistet werden kann ohne Steigerung der Eiweißzersetzung, ist bekanntlich zuerst von Voit, sowie von Voit und Pettenkofer erbracht worden. Hierüber, sowie über die ältere Literatur überhaupt vergleiche man die Darstellung Voits in Hermanns Handbuch der Physiologie **6**, 189 ff.

In letzter Zeit haben Slowtzoff und Zuntz [4]) die Frage nach dem Einfluß der Körpergröße auf den Arbeitsaufwand für die Horizontalbewegung bei Hunden sehr verschiedener Größe untersucht und ihn übereinstimmend mit früheren Ergebnissen der Körperoberfläche annähernd proportional gefunden. Für die Steigarbeit ließ sich indessen eine solche Abhängigkeit nicht nachweisen. Übrigens hat die Einübung auf eine bestimmte Arbeitsform sehr großen Einfluß auf den mit ihr verbundenen Energieverbrauch.

Auf die Untersuchungen von Schumburg und Zuntz zur Physiologie des Marsches [5]), ebenso auf die von Zuntz, Löwy, Müller und Caspari über die Wirkung von Höhenklima und Bergwanderungen [6]), welche die Laboratoriumserfahrungen vielfach bestätigen und erweitern, kann hier nur hingewiesen werden. Weitere höchst wertvolle Beiträge zur Frage des Muskelstoffwechsels liefern die Veröffentlichungen des U. S. Dep. of Agriculture, Office of Experiment Stations, über die Arbeiten, welche im Middletown Conn. unter der Leitung von W. O. Atwater und F. G. Benedict seit einer Reihe von Jahren im Gange sind [7]). Die mit einem Respirationskalorimeter sehr vervollkommneter Form ausgeführten äußerst sorgfältigen Untersuchungen erstrecken sich auf den gesamten Stoff- und Energiehaushalt gesunder erwachsener Männer unter dem Einfluß einer durch mehrere Tage gleichartigen, in den einzelnen Perioden jedoch wechselnden Kost, die entweder vorwiegend Kohlehydrate oder Fett enthielt. Die Beobachtungsperioden unterschieden sich ferner dadurch, daß das Versuchsindividuum entweder möglichste Ruhe beobachtete oder gemessene Arbeitsleistungen auf einem Fahrradergometer verrichtete.

In den Arbeitsversuchen fand infolge nicht völlig ausreichender Kost ein geringer Verlust an Körpersubstanz statt, wobei sich zeigte, daß in den am besten vergleichbaren Versuchen an J. C. W. die Kohlehydratkost das Körpereiweiß und Körperfett des Versuchsindividuums etwas besser schützte als die Fettkost. Immerhin ist der Unterschied gering (nur einige Prozent), so daß man ihn für eine Eigentümlichkeit der Versuchsperson halten

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **23**, 446, 1880. — [2]) Ebenda **46**, 552, 1890. — [3]) Ebenda **47**, 454, 1890. — [4]) Ebenda **95**, 158 und 192, 1903. — [5]) Arch. f. Physiol. 1895, S. 378 und Studien zu einer Physiologie des Marsches, Berlin 1901. — [6]) Berlin 1906. — [7]) Man vgl. insbesondere Bulletin No. 136 und Ergebn. d. Physiol. **3**, I, 497, 1904.

könnte, wenn nicht auch Frentzel und Reach[1]) eine etwas bessere Ökonomie des Stoffwechsels bei Kohlehydratkost gegenüber Fettkost beobachtet hätten. Ob dies mit der rascheren Resorption der Zucker im Darme in Beziehung steht, muß dahin gestellt bleiben.

Der Vergleich der Stickstoffausscheidung bei Ruhe und Arbeit wird dadurch etwas erschwert, daß die gereichte Kost in den Ruhezeiten ausreichend war, nicht jedoch in den Arbeitszeiten. Demgemäß zeigte sich in der Regel, aber nicht immer, beim Eintritt in die Arbeitszeit ein Steigen der N-Ausscheidung, die indessen stets in sehr engen Grenzen blieb. Gegenüber der Zunahme des Energieverbrauchs (bis auf das Vierfache des Ruhewertes) ist die Steigerung der N-Ausscheidung verschwindend. Übrigens ist in diesen Versuchen, wie in den bekannten von Fick und Wislicenus, der Energiewert des gesamten Eiweißumsatzes nicht ausreichend, um die geleistete äußere Arbeit zu decken.

Im Bulletin Nr. 89 teilt C. E. Wait Versuche an mehreren Personen mit, in denen bei konstanter Eiweißzufuhr zwischen mehrtägigen Ruhezeiten und nachfolgenden Arbeitszeiten gewechselt und die Stickstoffausscheidung verfolgt wurde. Die gemessenen Arbeitsleistungen waren gering und durch eine kalorisch möglichst äquivalente Zugabe stickstofffreier Nahrung gedeckt. In den Arbeitstagen zeigte sich die Neigung zum Eiweißansatz entweder in der Weise, daß mehr Stickstoff als in den Ruhetagen zurückgehalten wurde oder daß der schon vorher vorhandene N-Verlust geringer wurde. Dies steht in Übereinstimmung mit den oben erwähnten Befunden von Caspari am Hunde, Bornstein und Löwy am Menschen. Endlich hat Kaup[2]) in gut durchgeführten Selbstversuchen gezeigt, daß das beschriebene Verhalten auch für sehr erhebliche Arbeitsleistungen zutreffend ist. Neben der Ausscheidung des Stickstoffs fand er auch die des Phosphors im Harn an den Arbeitstagen vermindert und am Nachtage nur bis zur Norm zurückgehend.

Für den Nutzwert der Energie fand Atwater nicht so günstige Zahlen wie Zuntz. Es wurden etwa 20 Proz. des Mehrverbrauches an Energie in Form von mechanischer Arbeit nach außen abgegeben. Die Ausnutzung würde etwas besser sein, wenn auch die Herz- und Atemarbeit in Rechnung gezogen werden könnte[3]). Ob hier eine individuelle Eigentümlichkeit vorliegt oder ob die Arbeit am Zweirade nicht in gleichem Grade ökonomisch ausgeführt werden kann, wie die Gang- und Steigarbeit, bleibt unentschieden.

Man wird aus dieser Fülle von Aufschlüssen kaum einen anderen Schluß ziehen können als daß der arbeitende Muskel jede der drei Nährstoffgruppen in seinen Stoffwechsel hineinziehen kann und sie dabei merklich im Verhältnis ihrer Verbrennungswärmen verwertet. Daß speziell beim Fleischfresser das Eiweiß in dieser Hinsicht den übrigen Nährstoffen nicht nachsteht, ist durch die lehrreichen Versuche Pflügers an einer äußerst mageren und nur mit magerem Fleisch gefütterten Dogge gezeigt worden[4]). Ebenso weist das von Zuntz und Lehmann beobachtete Sinken des respiratorischen Quotienten beim arbeitenden Pferde und das Verharren des Quotienten auf dem niedrigen Werte in der nachfolgenden Ruhezeit darauf hin, daß mit zunehmendem Verbrauch der Kohlehydrate immer mehr Fett in die Zersetzung hineingerissen wird. Der Energieaufwand für die Einheit der Leistung wird aber dadurch gar nicht oder nur in ganz geringfügiger

---

[1]) A. a. O. — [2]) Zeitschr. f. Biol. 43, 221, 1902. — [3]) Vgl. Zuntz, Arch. f. Physiol. 1896, S. 359. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 50, 98 und 330, 1891.

Weise geändert (Frentzel und Reach, Atwater), womit die isodynamische Vertretbarkeit im wesentlichen sichergestellt ist.

Damit ist aber nicht behauptet, daß dynamisch vertauschbare Mengen auch stofflich gleichwertig sind. Im Gegenteil ist der etwas bessere Schutz, den die Kohlehydrate gegenüber dem Fett dem Eiweiß des arbeitenden Organismus gewähren (Atwater), die Steigerung der Eiweißzersetzung infolge Überanstrengung, die Zurückhaltung von Eiweiß und die damit einhergehende Hypertrophie der Muskeln (Caspari) während des Training wohl so zu verstehen, daß die verschiedenen Stoffe sich ungleich leicht in das Gefüge des arbeitenden Protoplasmas eingliedern und ungleich leicht in die Zersetzung hineingerissen werden.

Man kann nach diesen vielfach bestätigten Erfahrungen den Nachweis, daß im Muskel Zucker unter Umständen verbraucht wird [1], nicht als ein *experimentum crucis* betrachten und den Zucker als die alleinige Kraftquelle hinstellen. Bestimmt unrichtig ist aber die Vorstellung, daß das Fett, um dem Muskel als Energiequelle zu dienen, erst unter Verlust eines beträchtlichen Teiles seines Wärmewertes in Zucker übergeführt werden muß [2]. Ebenso ist die Angabe, daß Eiweiß niemals als Energiequelle für den Muskel dienen könne, als widerlegt zu betrachten. Daß auch von dem isolierten schlagenden Säugetierherz der Zucker (Dextrose) verwertet werden kann, ist durch die Versuche von Joh. Müller-Rostock [3] sowie von Locke und Rosenheim [4] bewiesen.

Über das Verhalten des Blutstromes im tätigen Muskel vergleiche man dieses Handbuch **1**, 329.

IV. Die Wärmebildung im Muskel.

1. Methodische Vorbemerkungen.

Der sichere Nachweis, daß die im tätigen Muskel auftretende Temperaturerhöhung bedingt ist durch dort gebildete, nicht vom Blute zugeführte Wärmemengen, ist von Helmholtz erbracht worden [5]. Mit Hilfe der thermoelektrischen Methode stellte er fest, daß in einem zirkulationslosen Froschmuskel infolge einer zwei bis drei Minuten währenden tetanischen Zusammenziehung die Temperatur um 0,14 bis 0,18° C steigt. Heidenhain vergrößerte die Empfindlichkeit des Verfahrens, so daß auch für einzelne Zuckungen die Wärmebildung nachweisbar wurde [6]. Am meisten hat A. Fick für die Ausbildung der Methode getan [7]. Er verringerte die Masse der Lötstellen soweit, daß die Temperaturausgleichung sehr rasch von statten gehen konnte [8] und er machte außerdem ein Muskelpräparat ausfindig, in das die eine Reihe der Lötstellen ohne Verletzung eingeschoben werden konnte. Weiterhin hat Blix sowohl den Thermokreis als das Galvanometer in origineller Weise umgestaltet zu dem Zwecke, die Beweglichkeit und Empfindlichkeit der Instrumente möglichst zu vergrößern und sie von Störungen zu befreien [9]. Die Angaben über seine Instrumente sind indessen sehr kurz, Kontrollversuche und Konstanten nicht veröffentlicht. In neuerer Zeit ist Bürker [10] zu vielgliederigen Säulen

---

[1]) Chauveau und Kaufmann, Compt. rend. de l'Acad. d. scienc. **103** (1886); **104** u. **105** (1887); Quinquaud, Compt. rend. de la Société de biol. 1886, S. 410; Seegen, Die Zuckerbildung im Tierkörper, Berlin 1890; Zentralbl. f. Physiol. **8**, 417, 1894; Wien. klin. med. Wochenschr. 1897, Nr. 13; Cavazzani, Zentralbl. f. Physiol. **8**, 689, 1894; Morat und Dufour, Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1892, p. 327. — [2]) Chauveau, Compt. rend. de l'Acad. d. scienc. **122** (1896). — [3]) Zeitschr. f. allgem. Physiol. **3**, 282, 1903. — [4]) Journ. of Physiol. **31**, XIV, 1904. — [5]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848, S. 144; Ges. Abh. **2**, 745. — [6]) Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit, Leipzig 1864. — [7]) Myothermische Untersuchungen, Wiesbaden 1889, in welchem Buche die myothermischen Arbeiten Ficks und seiner Schüler aus den Jahren 1863 bis 1889 abgedruckt sind. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. **16**, 59, 1878; vgl. auch Metzner, Arch. f. Physiol. 1893, S. 90. — [9]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 52, 1901. — [10]) Arch. f. d. ges. Physiol. **80**, 533, 1900; **81**, 103 u. 399; **109**, 217, 1905.

besonderer Konstruktion zurückgekehrt, von deren größeren Widerstand er sich durch ein hoch empfindliches Galvanometer unabhängig zu machen sucht.

Verglichen mit den physiologischen Vorgängen sind alle bisher gebrauchten Hilfsmittel zur Bestimmung der Muskelwärme noch sehr träge.

Eine Kritik der verschiedenen Methoden, zu deren genaueren Darstellung hier nicht der Ort ist, findet sich bei Blix[1]) sowie in einer sehr verdienstlichen monographischen Bearbeitung des Gebietes durch O. Frank[2]). Der letztere Autor hat auch auseinandergesetzt, warum die thermoelektrische Methode eine genaue Darstellung der Wärmeerscheinungen im Muskel nach Intensität und zeitlichem Verlauf nicht liefern kann und hat den Weg angedeutet, auf dem der Lösung der Aufgabe näher getreten werden muß.

Als eine Prüfung der Genauigkeit, mit der die thermoelektrische Methode die Temperaturerhöhung des Muskels erkennen läßt, können die Versuche gelten, die B. Danilewsky auf Anregung Ficks ausgeführt hat, um „die Gültigkeit des Prinzips der Erhaltung der Energie bei der Muskelarbeit experimentell zu beweisen"[3]). Er ließ Muskeln (und Kautschukbänder) durch ein fallendes Gewicht erschüttern, maß die dabei auftretende Temperaturerhöhung und berechnete aus ihr, aus der Masse des Muskels und der spezifischen Wärme desselben die entstandene Wärmemenge. Der Quotient $\frac{\text{Arbeit des Gewichtes in gmm}}{\text{Wärmemenge in mikrokal}}$ sollte das mechanische Wärmeäquivalent liefern. Die erhaltenen Zahlen sind fast ohne Ausnahme zu groß (die Erwärmung also zu klein) gefunden worden, und zwar beträgt der Fehler im Mittel 16 Proz. Wenn man auch annehmen darf, daß ein Teil der Erschütterung vom Stativ aufgenommen und dort in Wärme verwandelt worden ist, so haftet doch zweifellos ein erheblicher, aber seiner Größe nach nicht näher angebbarer Fehler der Temperaturmessung als solcher an. Dies ist im Auge zu behalten, wenn aus der beobachteten Erwärmung die Größe der Wärmeentwickelung und des chemischen Umsatzes berechnet wird.

2. Die Wärmebildung im ruhenden Muskel.

Wie in einem früheren Abschnitt erörtert worden ist, finden auch im ruhenden ausgeschnittenen Muskel chemische Umsetzungen mit positiver Wärmetönung statt, was zur Folge hat, daß die Temperatur des Muskels über der seiner Umgebung liegen muß. Die Temperaturdifferenz ist einerseits von der Menge der gebildeten Wärme, andererseits von der Schnelligkeit ihrer Abfuhr (durch Strahlung, Leitung und Verdunstung) abhängig. Da der Ruhestoffwechsel der isolierten Kaltblütermuskeln nach den Versuchen Fletchers[4]) gering und die Bedingungen für die Wärmeabfuhr günstig sind, so kann die Eigentemperatur des Muskels auch nur sehr wenig von der Umgebungstemperatur verschieden sein.

Eine direkte Bestimmung der Eigentemperatur ruhender Muskeln hat Blix[5]) versucht, indem er entweder zum Vergleich einen wärmestarren oder durch Vergiftung getöteten Muskel benutzte oder auch zwei ruhende Muskeln, von denen er den einen durch einen schlechten Wärmeleiter (Film) von der Berührung mit der Lötstelle ausschloß. Er faßte seine, leider nicht genauer mitgeteilten Beobachtungen in den Satz zusammen: „daß nicht alle überlebenden, ruhenden Froschmuskeln nachweisbare Wärmemengen frei machen,

---

[1]) A. a. O. — [2]) Ergebn. d. Physiol. **3** (2), 348, 1904. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. **21**, 109, 1880; Fick, Myothermische Untersuchungen, Wiesbaden 1889, S. 132 u. Mechan. Arbeit u. Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit, Leipzig 1882, S. 167. — [4]) Journ. of Physiol. **23**, 10, 1898; **28**, 354, 1902. — [5]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 94, 1901.

aber die meisten und besonders die höher temperierten (Zimmertemperatur)". Der Unterschied zwischen Muskel- und Umgebungstemperatur ist jedenfalls so gering, daß er nur durch die empfindlichsten Methoden nachweisbar sein dürfte. Die älteren einschlägigen Angaben von Becquerel und Breschet können, wie Heidenhain ausgeführt hat[1]), nicht als beweisend gelten.

Die Temperatur des Muskels kann auch durch mechanische Einwirkungen verändert werden. Der ruhende Muskel wird, als elastischer Strang, bei jeder Dehnung sich abkühlen oder erwärmen, je nachdem sein thermischer Ausdehnungskoeffizient positiv oder negativ ist. Die Größe der Temperaturänderung läßt sich aus der von W. Thomson aufgestellten und von H. Haga[2]) experimentell bestätigten Formel berechnen, wenn außer dem Ausdehnungskoeffizienten und der Spannungszunahme noch gewisse Konstanten bekannt sind. Vorausgesetzt wird hierbei, daß die Spannungsänderung so rasch geschieht, daß während derselben keine Wärme aufgenommen oder abgegeben werden kann und daß sie reversibel ist, d. h., daß die aufgewendete Deformationsarbeit durch Lastverminderung ganz oder zum allergrößten Teil wieder zurückgewonnen werden kann. Die stattfindende Temperaturänderung würde daher nicht der nach der Thomsonschen Formel berechneten entsprechen, wenn die Dehnung etwa durch ein fallendes Gewicht geschieht.

Wie in einem früheren Abschnitt ausgeführt wurde, ist die Frage nach dem thermischen Ausdehnungskoeffizienten des Muskels noch eine offene. Schreibt man dem Muskel einen positiven Ausdehnungskoeffizienten zu und wählt den kleinsten von Brodie und Richardson beobachteten Wert[3]), so berechnet sich für eine Spannungszunahme von 100 g eine Abkühlung um 0,004°, d. h. eine Temperaturänderung, die den gebräuchlichen Beobachtungsmethoden nicht entgehen könnte. Sehr wenig übereinstimmend sind die Ergebnisse der Beobachtungen, unter welchen wohl die zuletzt von Blix ausgeführten[4]) die sorgfältigsten und umfassendsten sind; bedauerlicherweise ist ihre Mitteilung nur eine skizzenhafte. Blix konnte sich trotz vielfacher Wiederholungen und Abänderungen des Versuchsverfahrens nicht überzeugen, daß Dehnungen eine meßbare Temperaturänderung herbeiführen. Er bestätigt dadurch einen schon 37 Jahre vorher von Heidenhain ausgesprochenen Satz[5]), weist aber zugleich auf die Störungen hin, durch die bei der Dehnung des Muskels leicht Temperaturänderungen vorgetäuscht werden können. Er hält es für bewiesen, daß die unter den genannten Bedingungen im Muskel frei werdenden Wärmemengen weit geringer sind als die bei der Muskeltätigkeit auftretenden. Im Gegensatz hierzu fand Metzner[6]) die Temperaturänderungen bei Spannungswechsel von der gleichen Größenordnung wie die bei der Tätigkeit und namentlich auch die Nachdehnung von erheblicher Wirkung. Man vergleiche hierzu die Bemerkungen von Blix[7]).

Der von Blix aufgestellte Satz ist von großer Wichtigkeit, namentlich wenn man annimmt, daß auch für den kontrahierten Muskel der thermische Ausdehnungskoeffizient von ähnlich kleiner Größenordnung ist, wie für den ruhenden. Unter diesen Voraussetzungen dürfen nämlich die im tätigen Muskel auftretenden thermischen Erscheinungen im wesentlichen auf den tätigen Zustand als solchen und die mit ihm einhergehenden chemischen Umsetzungen bezogen werden.

Wie bekannt, teilt der Muskel mit vielen organischen Substanzen die Eigenschaft, bei zyklischer Deformation (bei der sich die Entspannung der Dehnung unmittelbar anschließt) die Deformationsarbeit nicht vollständig zurückzugeben; es geht ein Teil derselben durch die innere Reibung im Muskel verloren und verwandelt sich in Wärme. In der Tat konnte Blix[8]) beobachten, daß wiederholte zyklische Deformationen des Muskels (mittels des Indikators) geringe Temperatur-

---

[1]) Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit, Leipzig 1864, S. 49. — [2]) Wied. Ann. **15**, 1, 1882. — [3]) Journ. of Physiol. **21**, 359, 1897. — [4]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 98, 1901. — [5]) Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit, Leipzig 1864, S. 54. — [6]) Arch. f. Physiol. 1893, Suppl., S. 132. — [7]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 71, 1901. — [8]) A. a. O. S. 101.

erhöhungen bewirkten; Zahlenwerte werden nicht mitgeteilt. Aus den weiter oben angeführten Versuchen von M. Goto, in welchen Sartorien bis zu 100 g, die Adduktoren bis 300 g zyklisch gedehnt wurden, berechnen sich Erwärmungen von 0,0003 bis 0,0009°, Werte, die für die thermoelektrische Methode nachweisbar sein müssen.

3. Die Wärmebildung bei der Tätigkeit des Muskels.

Nachdem durch Helmholtz die Entstehung von Wärme im tätigen Muskel bewiesen war (s. oben), ist von den späteren Forschern untersucht worden, wie die Wärmebildung sich gestaltet unter der Wirkung verschiedener die Tätigkeit des Muskels beeinflussenden Faktoren. In jüngster Zeit hat M. Blix diesen Fragen eine umfassende Untersuchung gewidmet, deren Ergebnisse er in seiner letzten Abhandlung (s. oben) auszugsweise mitgeteilt hat, in der auch die frühere Literatur berücksichtigt ist. Diese Abhandlung sowie die bereits erwähnte kritische Bearbeitung O. Franks bilden die hauptsächlichen Grundlagen für die nachfolgende Darstellung.

a) Die sogenannte negative Wärmeschwankung.

Abgesehen von älteren Angaben, die aber von Heidenhain (1864) ausdrücklich zurückgewiesen werden, ist in neuerer Zeit B. Danilewsky[1]) wieder auf die negative Wärmeschwankung zurückgekommen. Sie besteht in einer der Erwärmung des zuckenden Muskels vorausgehenden Abkühlung. Er beobachtete sie bei lebhaft zuckenden, wenig belasteten Muskeln. Auch Metzner[2]) sah sie zuweilen und diskutiert die Möglichkeit, daß es sich um eine ungleiche Inanspruchnahme der Muskelfasern handelt, derart, daß nur ein Teil derselben sich aktiv zusammenzieht, während ein anderer Teil entlastet wird und sich dadurch abkühlt. Die Annahme kann wohl kaum als sehr ansprechend bezeichnet werden, abgesehen von der Zweifelhaftigkeit der Temperaturänderung durch Entspannung. An Säugetiermuskeln, deren Blutstrom unterbrochen war, haben Broca und Richet[3]) die negative Schwankung gesehen, Meade Smith[4]) sie stets vermißt, was in seinem Falle auf die Methode geschoben werden könnte, da er Quecksilberthermometer benutzte. Den positiven Angaben stehen aber die sehr gewichtigen Bedenken gegenüber, die von Gad und Störring[5]), Bürker[6]) und Blix[7]) geäußert worden sind und es in der Tat wahrscheinlich machen, daß die sogenannte negative Wärmeschwankung in das Gebiet der schwer vermeidbaren Versuchsfehler gehört.

b) Abhängigkeit der Wärmebildung von der Reizstärke und Reizfrequenz.

Die Stärke eines Reizes läßt sich gegenwärtig nur physiologisch definieren, indem man sie als unterschwellig, schwellenmäßig, überschwellig, untermaximal, maximal und übermaximal bezeichnet. Die Ausdrücke beziehen sich auf die durch die fraglichen Reize hervorgerufenen mechanischen Äußerungen der Muskeltätigkeit, speziell auf die Zuckungshöhe. Es ist demnach sehr wohl denkbar, daß zwei in bezug auf die Zuckungshöhe gleich wirksame Reize doch in anderer Richtung, etwa der Zuckungsdauer, des thermischen oder elektrischen Erfolges, verschieden sind. Eine Vergleichung von Reizstärken ist daher streng genommen nur für gleichartige Reize möglich. Zum Studium der Wärmeentwickelung im tätigen Muskel sind fast ausschließlich

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **21**, 138, 1880; A. Fick, Myotherm. Untersuch., Wiesbaden 1889, S. 178. — [2]) Arch. f. Physiol. 1893, Suppl., S. 135. — [3]) Compt. rend. de la Soc. de biol. 1896, p. 406 u. 421. — [4]) Arch. f. Physiol. 1881, S. 105; 1884, S. 261. — [5]) Ebenda 1895, S. 507 u. 553. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **81**, 413, 1900; **109**, 235, 1905. — [7]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 79, 1901.

Induktionsreize benutzt worden. Heidenhain hat mit Stromstößen gearbeitet. Metzner[1]) hat neben Induktionsströmen noch sogenannte Zeitreize herangezogen, d. h. lineare, durch das Rheonom erzeugte Schwankungen eines Kettenstromes.

Die erste Frage, die hierbei entsteht, lautet dahin, ob Reize, die keine Zuckungen hervorrufen, also im Sinne der vorstehenden Definition unterschwellig sind, auch thermisch unwirksam bleiben. Diese Frage wird nur von Danilewsky verneint, d. h. er gibt an, daß er durch unterschwellige Reizung ermüdeter oder absterbender (und deshalb fast unerregbarer) Muskeln Erwärmung erhalten habe. Da eine genauere Beschreibung der Versuche nicht gegeben wird und erfahrungsgemäß gerade umgekehrt bei erschöpftem Muskel die Wärmebildung bis auf Spuren zurückgeht, selbst wenn die mechanischen Leistungen noch erheblich sind, so kann diesen Angaben kein großes Gewicht zuerkannt werden gegenüber den übereinstimmenden Befunden von Lukjanow[2]), v. Kries und Metzner[3]), M. Blix[4]), die eine Wärmebildung ohne mechanischen Reizerfolg entschieden in Abrede stellen. Beachtenswert erscheint, daß dieses Verhalten nach v. Kries und Metzner sowohl für Momentan- wie Zeitreize gilt. Die Annahme, daß es Nervenwirkungen auf den Muskel gibt, durch die er zur Wärmebildung ohne mechanische Äußerungen angeregt wird, muß demnach als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden. Verwunderlich und durch die angezogenen Versuche auch nicht bewiesen, ist die Vorstellung von U. Mosso, daß die Temperaturerhöhung der Muskeln nicht in Beziehung stehe zu ihrer mechanischen Tätigkeit[5]).

Auch der Versuch, die Trennung der beiden hypothetischen Nervenwirkungen durch Curare herbeizuführen, hat, wie Meade Smith mitteilt[6]), ein negatives Resultat ergeben.

Die genannten Erfahrungen sind von Bedeutung für die Vorstellung, die man sich von der chemischen Wärmeregulation zu machen hat. Dieselbe wird im wesentlichen durch die quergestreifte Muskulatur (unter Vermittelung von deren Nerven) besorgt, und es fragt sich, ob hier eine spezifische Leistung vorliegt, oder ob die Wärmebildung notwendig verknüpft ist mit der Tätigkeit des Muskels im mechanischen Sinne. Röhrig und Zuntz haben seinerzeit[7]) die erstere Auffassung vorgezogen und sie ist wohl auch gegenwärtig noch die herrschende. Durch die Versuche von Johansson[8]) hat aber die zweite Auffassung entschieden an Wahrscheinlichkeit gewonnen und die vorstehend angeführten Versuche sprechen ebenfalls zu ihren gunsten. Es kann hier auch auf die Beobachtungen von O. Frank und F. Voit hingewiesen werden[9]), welche die Kohlensäurelieferung des curaresierten Tieres bei Normaltemperatur gleich der des ruhenden unvergifteten fanden.

In bezug auf die Abhängigkeit der Wärmebildung von der Stärke der über der Schwelle liegenden Reize gilt der Satz: Die Wärmebildung steigt

---

[1]) A. a. O. — [2]) Arch. f. Physiol. 1886, Suppl., S. 142. — [3]) Zentralbl. f. Physiol. **6**, 35, 1892; Arch. f. Physiol. 1893, S. 139. — [4]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 108, 1901. — [5]) Arch. ital. de biol. **7**, 306, 1886; Arch. f. pathol. Anat. **106**, 80. — [6]) Arch. f. Physiol. 1881, S. 146—148. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **4**, 57, 1871. — [8]) Skand. Arch. f. Physiol. **7**, 123, 1897; **16**, 88, 1904. — [9]) Zeitschr. f. Biol. **42**, 309, 1901.

innerhalb gewisser Grenzen mit wachsendem Reiz. Dieses bereits von Heidenhain 1864 konstatierte Verhalten, ist von allen späteren Beobachtern, die demselben Beachtung schenkten, wiedergefunden worden. Es fragt sich, ob die Wärmebildung die gleiche Abhängigkeit von der Reizstärke zeigt wie die Hubhöhe.

Nach Nawalichin, der unter Heidenhains Leitung arbeitete, wächst die Wärme rascher als die Hubhöhe, erreicht aber gleichzeitig das Maximum. Durch letztere Beobachtung wird eine Angabe Heidenhains bekräftigt, die er ohne Mitteilung von Versuchsbeispielen bereits 1864 gemacht hat[1]).

Der Befund Nawalichins wurde, soweit er die Wirkung untermaximaler Reize betrifft, von Danilewsky bestätigt[2]). Der Regel Nawalichins bald folgend, bald ihr widersprechend, sind die Ergebnisse von Metzner[3]). Störring[4]) findet im Bereich der stärkeren (d. h. der nahezu maximalen) Reize Zuckungshöhe und Wärmebildung proportional und nur bei den schwachen Reizen ein relativ rascheres Wachstum der Wärmebildung. Auf den ersten Blick erscheinen demnach die Beziehungen zwischen Hubhöhe und Wärmebildung äußerst verwickelt. Beachtet man jedoch, daß die minimalen und maximalen Reizstärken für beide Erfolge voraussichtlich identisch sind, und daß proportionales Wachstum beider innerhalb gewisser Reizstärken tatsächlich beobachtet ist, so liegt es nahe, die Proportionalität für alle zwischen Minimum und Maximum gelegenen Intensitätsstufen vorauszusetzen und die bald in dem einen, bald in dem anderen Sinne abweichenden Ergebnisse als Schwankungen um das normale Verhalten zu betrachten.

Bei der Würdigung der vorerwähnten Erfahrungen, darf auch nicht außer acht gelassen werden, daß der zuckende Muskel nicht nur Gewichte zu heben, sondern auch Reibungskräfte zu überwinden hat, die mit der Winkelgeschwindigkeit des in Drehung versetzten Systems wachsen. Sie wirken auf den sich verkürzenden Muskel wie Hemmungen, die eine vermehrte Wärmeentwickelung bedingen, und gleichzeitig die Hubhöhe verkleinern. Dieser Umstand erschwert die Beurteilung der Ergebnisse verschiedener Autoren, da die mechanischen Eigenschaften der registrierenden Apparate meist zu wenig bekannt sind, um eine Vergleichung zu gestatten.

Eine zweite Schwierigkeit liegt darin, daß die Wirkung schwacher Reize auf die Gegend der Kathoden beschränkt bleibt, wodurch eine ungleiche Erwärmung der die Thermosäule berührenden Muskelpartien bedingt sein kann. Man vergleiche hierzu auch die Bemerkungen Metzners[5]). Die Zuckungskurve (Längenkurve) summiert dagegen stets sämtlich die in den einzelnen Muskelquerschnitten auftretenden Verkürzungen.

Ähnlich wie für die Zuckung, gilt auch für den Tetanus, daß bei wachsender Reizstärke die Erwärmung zunimmt. Die von Meade Smith[6]) mitgeteilten Versuchsdaten und Figuren enthalten hierfür deutliche Beispiele und lassen erkennen, daß im allgemeinen die Reizverstärkung nur dann von einer Temperaturerhöhung gefolgt ist, wenn durch sie auch die Höhe der tetanischen Kurve vergrößert wird. Es würden also auch hier, wie bei den Zuckungen, maximale Wärmeentwickelung und maximale mechanische Wirkung merklich zusammenfallen.

---

[1]) Muskeltätigkeit usw., S. 128. — [2]) Myothermische Untersuchungen, 1889, S. 186. — [3]) Arch. f. Physiol. 1893, S. 124. — [4]) Ebenda 1895, S. 508. — [5]) A. a. O. S. 105 u. 106. — [6]) A. a. O. 1881.

Verwickelter scheinen diese Verhältnisse bei Tetanus ohne Verkürzung (Isometrie) zu liegen, bei welchem nach Fick[1]) die entwickelten Wärmemengen mit wachsendem Reiz noch zunehmen, wenn die Spannungen bereits wieder sinken. Es darf indessen gefragt werden, ob solche isometrischen Tetani nicht dauernde Dehnungen, eventuell Zerreißungen im Muskel hinterlassen, wodurch seine mechanischen Leistungen benachteiligt werden müssen, ohne daß dies notwendigerweise auch für die Wärmeentwickelung zu gelten braucht. In diesem Sinne sprechen mehrere von Fick auf „Ermüdung" bezogene, auf S. 72 seiner Abhandlung mitgeteilte Beobachtungen.

Ein Vergleich der Wärmebildung zwischen isometrischen und isotonischen Tetanis bei veränderlichem Reiz, ist von Greife unter Schencks Leitung ausgeführt worden[2]). Obwohl der wesentliche Inhalt der Abhandlung erst weiter unten Berücksichtigung finden kann, sei hier doch erwähnt, daß der Quotient $\frac{\text{Wärmebildung bei isometrischem Verfahren}}{\text{Wärmebildung bei isotonischem Verfahren}}$ ein Maximum in der Gegend der für den Hub maximalen Reizstärke aufweist.

Die vorliegenden Beobachtungen deuten demnach mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß bei Zuckung und Tetanus der wachsende Reiz nur so lange eine Steigerung der Wärmebildung hervorruft, als er auch die mechanischen Leistungen des Muskels (Verkürzung oder Spannung) zu vergrößern imstande ist. Dieser Auffassung scheint sich auch Blix in seiner letzten Abhandlung[3]) anzuschließen.

Wärmebildung bei Tetanus. Die in genügend kurzen Intervallen wiederholte Reizung gibt nicht nur die Möglichkeit, eine stärkere Verkürzung des Muskels herbeizuführen als dies durch Einzelreiz beliebiger Stärke erreicht werden kann, sondern gestattet auch den Muskel längere Zeit im verkürzten Zustande zu erhalten. In bezug auf die Wärmebildung erheben sich hierbei eine Anzahl von Fragen, vor allem die, ob der Muskel während seiner Dauerverkürzung, in der er keine mechanische Arbeit leistet, mehr Wärme entwickelt als im Ruhezustande, wie die Wärmebildung sich gestaltet, bei verschiedenem Verkürzungsgrade, bei verschieden langer bzw. bei sich wiederholender tetanischer Reizung, und welche Bedeutung die Reizfrequenz besitzt.

Die Existenz einer erheblichen Wärmeproduktion während der tetanischen Dauerkontraktion ist bereits durch die Versuche von Helmholtz erwiesen. Er benutzte eben die tetanische Reizung, weil seine Methode die Messung der Erwärmung durch einzelne Zuckungen nicht gestattete. Fick hat dann[4]) die Frage einer besonderen Bearbeitung unterzogen und gezeigt, daß im Stadium der Dauerverkürzung der Muskel beständig Wärme bildet, so daß seine Temperatur innerhalb kürzerer Zeitabschnitte merklich proportional der Dauer des Tetanus wächst. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet nur die den Dauerzustand einleitende Verkürzung des Muskels, die mit einer erheblich größeren Wärmebildung verknüpft ist. Für die Annahme, daß auch die Wiederverlängerung des Muskels zum Schluß der tetanischen Reizung mit einer besonderen Wärmebildung verknüpft sei, liegen keinerlei Anhaltspunkte vor; sie hat auch wenig Wahrscheinlichkeit (s. unten).

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 57, 65, 1894. — [2]) Ebenda 62, 111, 1896. — [3]) A. a. O. S. 109. — [4]) Festschr. f. C. Ludwig, 1, 153, 1874; Myotherm. Untersuchungen S. 88.

Im Einklang mit der Erfahrung, daß zur Umformung des Muskels aus der gestreckten in die verkürzte Form mehr innere Energie verbraucht wird als zur Erhaltung der letzteren, steht auch der am gleichen Orte von Fick mitgeteilte Befund, daß die durch Tetani stets gleicher Dauer entwickelte Wärme am größten ist, wenn die Reizfrequenz so langsam ist, daß die Zuckungen nicht völlig verschmelzen, der Tetanus also ein „unvollkommener" ist.

Genügt die Reizfrequenz zur Erzeugung eines glatten oder „vollkommenen" Tetanus, so wird die Kurve desselben, entsprechend weiter oben ausgeführten Regeln, sich um so rascher der durch die gegebene Reizstärke bestimmten Asymptote zu nähern suchen, je häufiger die Reize sich folgen. Sehr kurz dauernde Tetani erscheinen daher, solange Ermüdung ausgeschlossen bleibt, um so höher, je größer die Reizfrequenz. Heidenhain in einer kurzen Bemerkung[1]), Schönlein auf S. 27 seiner Habilitationsschrift[2]) und Fick in der angezogenen Abhandlung stellen den Satz auf, daß mit wachsender Frequenz auch die Wärmebildung pro Zeiteinheit wächst, solange hierbei noch eine Erhöhung des mechanischen Effektes zu bemerken ist. Ist dagegen der Muskel in vollständig maximalen Tetanus eingetreten, so sollte, nach Fick[3]) und Schönlein, ein Wechsel der Reizfrequenz keine Änderung in der pro Zeiteinheit entwickelten Wärmemenge mehr hervorrufen.

Der letztere Satz kann durch die beigebrachten Versuche noch nicht als bewiesen betrachtet werden, und er hat nicht einmal eine große innere Wahrscheinlichkeit für sich. Er führt zu der von Fick ganz konsequent gezogenen Folgerung, daß für kleine Reizintervalle die auf den einzelnen Reiz entfallende Wärmemenge dem Reizintervall proportional ist.

Einen gewissen Einblick in diese Verhältnisse gestatten Versuche, die von Nawalichin[4]) und später von Schenck und Bradt[5]) ausgeführt worden sind und sich die Messung der Wärmebildung bei Doppelreizung zur Aufgabe setzten. Nawalichin fand, daß der Erfolg des zweiten Reizes auf die Muskeltemperatur gleich Null ist, nicht nur bei dem Intervall Null, sondern auch bei einem sehr kleinen, bis zu 0,004 Sek. ausdehnbaren Intervall, und daß jedesmal, wenn ein positiver Erfolg eintrat, auch eine Vergrößerung der Hubhöhe, also eine Summation zu bemerken war.

Die thermischen Summationserscheinungen sind dann von Schenck und Bradt näher studiert worden, wobei sich vielfache Analogien mit den mechanischen Summationserscheinungen ergaben. Die Ähnlichkeit würde noch größer sein, wenn die im Muskel auftretenden Wärmemengen rasch nach außen abfließen würden, statt, wie es für die hier in betracht kommenden Zeitabschnitte tatsächlich zutrifft, gespeichert zu werden. Man erhält daher die doppelte Erwärmung der Einzelzuckung, wenn der zweite Reiz am Ende der ersten Zuckung einfällt und kleinere Werte bei kleinerem Intervall. Die Erwärmung ist aber durchaus keine lineare Funktion des Reizintervalls, sondern zeigt ein sehr ausgesprochenes erstes Maximum, wenn der zweite Reiz in den aufsteigenden Ast der ersten Zuckung fällt[6]). Noch klarer

---

[1]) Muskeltätigkeit usw., S. 128. — [2]) Halle 1883. — [3]) Mechanische Arbeit u. Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit, 1882, S. 209. — [4]) A. a. O. S. 312. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. 55, 143, 1893. — [6]) Schenck u. Bradt, a. a. O. S. 151.

zeigen den Einfluß der Reizfrequenz die von den gleichen Autoren veröffentlichten Versuche mit Summation von Spannungszuckungen, bei welchem die Längenänderung fortfällt. Die Wärmebildung steigt hier mit Zunahme des Reizintervalls beständig an, aber nicht proportional demselben.

Die Abhängigkeit der Wärmebildung von der Frequenz der tetanischen Reizung ist demnach anscheinend eine ebenso verwickelte, wie die des mechanischen Erfolges. Der Satz, daß „eine Steigerung der Häufigkeit der Reize solange eine Steigerung der Wärmeentwickelung zur Folge hat, als noch eine Erhöhung des Tetanus eintritt“, ist möglicherweise richtig; es bedarf aber schärferer Beweise, wenn er als einwandfrei gelten soll.

Alle Versuche über die Wärmebildung bei tetanischer Reizung des ausgeschnittenen Kaltblütermuskels sind durch die Ermüdung beeinträchtigt. Die Störung würde geringer sein, wenn thermische Ermüdung und mechanische Ermüdung parallel gingen, was nicht der Fall ist. Es ist vielmehr eine allen Beobachtern bekannte Erscheinung, daß die Wärmeentwickelung rascher abnimmt als die mechanische Leistungsfähigkeit [1]). Man hat dieser Tatsache eine teleologische Seite abgewinnen wollen, indem man sagte, der ermüdete Muskel arbeite ökonomischer, d. h. mit geringerem Aufwand von chemischer Energie. Es dürfte aber voraussichtlich etwas weiter führen, wenn man die genannte Tatsache in Beziehung setzt zu den oben berichteten Erfahrungen Fletchers über die Kohlensäurebildung des ausgeschnittenen Froschmuskels. Fletcher fand die Kohlensäureausscheidung eines tetanisierten Muskels, solange er sich in Luft oder Stickstoff befand, nicht oder nur wenig höher als in der Ruhe, dagegen deutlich gesteigert in einer Atmosphäre von Sauerstoff [2]). Ermüdende Reizung führt, namentlich bei nicht ganz frischen Muskeln, zum vorzeitigen Eintritt der Starre. Nur bei nicht ermüdender Zuckungsfolge kann sich auch in Luft bzw. Stickstoff eine merkliche Steigerung der Kohlensäurebildung einstellen, die aber stets geringer ist als in einem Parallelversuch mit Sauerstoff [3]).

In den Versuchen zur Messung der Muskelwärme befindet sich das Präparat unter ganz ähnlichen Bedingungen, wie in den Versuchen Fletchers. Man wird annehmen dürfen, daß für einzelne, durch genügende Pausen voneinander getrennte Zuckungen die Sauerstoffspannung in der umgebenden Luft ausreicht, um den vollständigen Ablauf der oxydativen Prozesse zu gewährleisten, namentlich, wenn es sich um dünne Muskeln handelt. Bei stärkerer Beanspruchung wird dagegen die Oxydation eine unvollständige und die Wärmebildung muß hinter der Norm zurückbleiben.

Für die Berechtigung dieser Auffassung spricht die große Bedeutung, welche der Ernährungszustand der benutzten Tiere für die Wärmeentwickelung besitzt [4]), ferner die von Heidenhain [5]) registrierte, mit früheren Beobachtungen von Meyerstein und Thiry übereinstimmende Erfahrung, „daß bei den ersten Zuckungen nach einer längeren Ruhepause die Wärmeentwickelung unverhältnismäßig (mit der Arbeit verglichen) größer ausfällt, als bei

---

[1]) Über das verschiedene Verhalten von Winter- und Sommertieren in dieser Richtung vgl. man Bürker, Arch. f. d. ges. Physiol. **109**, 246, 1905 u. **116**, 1, 1906. — [2]) Journ. of Physiol. **28**, 483, 1902. — [3]) Vgl. Fletcher, ebenda S. 486. — [4]) Nawalichin, a. a. O. S. 295; Metzner, S. 117. — [5]) A. a. O. S. 81.

den unmittelbar darauffolgenden Zuckungen". In der Pause kann eben eine Anreicherung des Muskels mit Sauerstoff eintreten, die den ersten Zuckungen der nachfolgenden Reizperiode zugute kommt. Thermoelektrische Versuche im Sauerstoffstrom oder an durchbluteten Muskeln würden die Frage vermutlich entscheiden lassen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß unter solchen Versuchsbedingungen sich der Zusammenhang zwischen mechanischer und thermischer Leistung noch enger herausstellen würde, als es nach den gegenwärtigen Erfahrungen schon der Fall ist.

Eine Frage von erheblicher Bedeutung ist durch v. Kries und Metzner[1]) in Angriff genommen worden. Sie verglichen die thermischen Wirkungen von Induktions- und Rheonomreizen, oder, wie v. Kries sie kurz bezeichnet, Moment- und Zeitreizen. Letztere sind Reize mit geradlinigen und relativ langsamen Stromanstiegen bzw. -abstiegen. Handelte es sich um direkte Einzelreize, so fanden sie in der Mehrzahl der Fälle die Zeitreize bei gleicher Zuckungshöhe thermisch wirksamer (bis zum vierfachen Betrag), doch kamen auch gleiche Wirksamkeit, ja sogar das entgegengesetzte Verhalten zur Beobachtung. In einer Diskussion der Ergebnisse (S. 103 bis 106) kommen die Autoren zu dem Schlusse, daß die häufig etwas längere Dauer der Muskelzuckung bei Zeitreiz[2]) für die Unterschiede nicht verantwortlich gemacht werden kann. Bei indirekter Reizung wirkten umgekehrt die Momentanreize in der Regel stärker erwärmend. Die Frage ist also noch ungeklärt.

Zur tetanischen Reizung (hauptsächlich vom Nerven aus) kam einmal eine elektrische Sirene mit 600 bis 900 Oszillationen pro Sekunde in Verwendung und andererseits das v. Kriessche Polyrheonom, das etwa 30 bis 40 Zeitreize pro Sekunde gab. Die erzeugten Tetani waren, entsprechend der ungleichen Reizfrequenz, ihrer Form nach verschieden, auch wenn ihre mittlere Höhe bzw. bei gleicher Dauer ihr Areal übereinstimmte. Die Rheonomtetani gaben erheblich mehr Wärme als die Sirenentetani. Da bei letzteren die Ermüdung sich stets in dem raschen Abfall der Kurve bemerklich machte, die Unterschiede in der Wärmebildung nur am frischen Präparat sehr deutlich waren, aber mit fortschreitender Erschöpfung des Präparates sich mehr und mehr verwischten, so wird man im Hinblick auf die Ausführungen von S. 489 die anfänglich ungleiche Wärmebildung in höherem Maße der verschiedenen Frequenz, weniger der Form der Reize zuzuschreiben haben. Die Bedeutung der letzteren bleibt also auch hier noch unentschieden, und es gewinnt fast den Anschein, als ob die Wärmebildung wenig von der Reizmethode abhängen würde, solange durch dieselbe nicht die mechanische Leistung des Muskels modifiziert wird.

c) Die Wärmebildung in ihrer Abhängigkeit von den mechanischen Zustandsänderungen des tätigen Muskels.

Es ist zuerst von Heidenhain (1864) mit aller Bestimmtheit gezeigt worden, daß die Wärmebildung im tätigen unermüdeten Muskel nicht nur von der Reizstärke abhängt, sondern auch von den mechanischen Zustandsänderungen während der Erregung. Besonders auffällig war die innerhalb gewisser Grenzen steigende Erwärmung des Muskels bei wachsender Belastung sowie bei verhinderter Verkürzung. Eine genaue Definition der maßgebenden mechanischen Bedingungen war aber erst möglich, als Fick die verschiedenen Formen der Inanspruchnahme des Muskels unterscheiden lehrte.

Relativ übersichtlich gestalten sich die Beziehungen bei den Spannungszuckungen. Hier steigt mit wachsender Anfangsspannung oder, was das-

---

[1]) Arch. f. Physiol. 1893, Suppl., S. 74. — [2]) Vgl. auch v. Kries, ebenda 1884, S. 359; I. Schott, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 354, 1891.

selbe besagt, mit wachsender Länge des Muskels die Wärmebildung. Eine Grenze scheint erst bei sehr hohen Ausgangsspannungen erreicht zu werden und die Abnahme der Erwärmung beim Überschreiten der Grenze ist gering[1]). Blix[2]) will daher die Abnahme überhaupt nicht gelten lassen und hält es nach seinen nicht näher mitgeteilten Erfahrungen für wahrscheinlicher, daß die Wärmeproduktion mit der Muskellänge in infinitum wächst. Er gibt übrigens selbst zu, daß die genaue Feststellung dieses Verhaltens auf große Schwierigkeiten stößt. Erinnert man sich, daß nach den Erfahrungen desselben Autors die Spannungsentwickelung des (tetanisch) tätigen Muskels eine verwickelte Funktion seiner Länge ist[3]), so wird man auch für die Wärmeentwickelung besonders einfache Verhältnisse von vornherein nicht voraussetzen dürfen.

Ein relativ reiches Material von Erfahrungen liegt vor über die Wärmebildung bei denjenigen Tätigkeitsformen des Muskels, die mit Längenänderung verknüpft sind. Bei der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der hier möglichen mechanischen Zustandsänderungen ist die Tatsache nicht überraschend, daß die Autoren, die sich mit diesen Fragen beschäftigt haben, einigermaßen in Zweifel waren, welche der in den Versuch eingehenden Variablen sie als die Unabhängige betrachten sollten. Selbst A. Fick, der sich am eingehendsten bemühte, die Fülle der Tatsachen in einen klaren Ausdruck zu bringen, hat wiederholt geschwankt, ob die Länge, die Längenänderung, die Spannung oder die Arbeit als die eigentlich maßgebende Größe zu betrachten sei. Blix hat dann die Vorzüge angedeutet, welche die Wahl der Länge als unabhängige Variable für die Darstellung besitzt, aber erst O. Frank hat diese Betrachtungsweise systematisch und kritisch durchgeführt und sie dem gesamten Erfahrungsmaterial gegenüber als berechtigt nachgewiesen. Seine Darstellung führt zu dem alle Tätigkeitsformen umfassenden Satze: „Die Wärmebildung bei der Muskeltätigkeit ist, gleichen Reiz vorausgesetzt, um so größer, je größer vergleichsweise die Länge des Muskels bei den mechanischen Zustandsänderungen ist“.

Diesem Satze ordnen sich folgende Erfahrungen unter:

1. Führt der Muskel Längenzuckungen bei wechselnder Belastung aus, so steigt bis zu einer gewissen Grenze die Wärmebildung mit der Belastung. Heidenhain[4]), Fick[5]). Blix, der die Beobachtung bestätigt, leugnet die Grenze: „Auch bei der Einzelzuckung wächst die Wärmeproduktion wie die Länge mit der Belastung in infinitum“ [6]).

2. Die Längenzuckung liefert bei gleicher Ausgangslänge weniger Wärme als die Spannungszuckung[7]). Eine andere Ausdrucksweise für diesen zweiten Satz lautet, daß Streckung des Muskels auch dann zu vermehrter Wärmebildung führt, wenn sie nur für die Dauer der Zuckung stattfindet. Es ist demnach vorauszusagen, daß

---

[1]) Heidenhain, S. 90—93. — [2]) Skand. Arch. f. Physiol. 12, 114, 1902. — [3]) Ebenda 5, 175—179, 1894. — [4]) Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung u. Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit, S. 88. — [5]) Myotherm. Untersuch., S. 121; Mechan. Arbeit u. Wärmeentwickel. bei der Muskeltätigkeit, S. 221. — [6]) Skand. Arch. f. Physiol. 12, 115, 1902. — [7]) Heidenhain, Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung u. Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit, S. 96—98; Fick, Myotherm. Untersuch. 1885, S. 290; Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. 57, 572, 1894; Greife, ebenda 62, 111, 1895.

3. die Überlastungszuckung mehr Wärme liefert, als die freie Zuckung gleicher Anfangsspannung[1]).

4. Das gleiche gilt für die Zuckung mit Anschlag[2]), mit Anfangshemmung[3]) und für die Zuckung mit trägen Massen[4]). Wenn im letzteren Falle die Wärmebildung gegenüber der ungehinderten Längenzuckung vergrößert ist, obwohl der Muskel, nachdem er die trägen Massen abgeworfen hat, leer zurückkehrt, so beweist dies, daß die mechanischen Bedingungen im Anfangsstück der Zuckung von ausschlaggebender Bedeutung sind. Wenn Starke die Wärmebildung über eine gewisse Grenze des Trägheitsmomentes wieder abnehmen sah, wenn Fick und Schenck die Schleuderzuckung manchmal etwas stärker wärmebildend fanden als die Spannungszuckung gleicher Ausgangslänge, so dürfen diese Ergebnisse wohl als durch die Schwierigkeiten der Methode bedingte Störungen betrachtet werden[5]).

5. Umgekehrt wird durch Unterstützung des spannenden Gewichtes der Wärmeausschlag geringer, Heidenhain[6]), Blix[7]). Hierher gehört auch die Beobachtung von Schenck und Bradt[8]), daß zwei summierte Längenzuckungen weniger Wärme geben als zwei einander rasch folgende, aber ganz getrennte. Die Erwärmung zeigt ein Minimum, wenn die zweite Zuckung auf dem Gipfel der ersten beginnt, d. h. wenn die Verkürzung ein Maximum wird. Werden dagegen zwei Spannungszuckungen summiert, so nimmt die Erwärmung mit dem Reizintervall stetig, aber nicht proportional zu.

6. Wird der (stets gleich lange Zeit) tetanisierte Muskel zyklisch deformiert, so ist die Wärmebildung erheblich geringer, wenn die Deformation vom unbelasteten Zustande ausgeht (d. h. aus Belastung und nachfolgender Entlastung besteht), als im umgekehrten Falle. Dieses von Fick aufgedeckte Verhalten[9]) erklärt sich, wie Blix ausführt[10]), aus dem Umstande, daß die beiden Äste der Indikatorkurve höher liegen (d. h. bei geringerer Länge des Muskels gezeichnet werden), wenn die zyklische Deformation mit der Dehnung beginnt, als wenn der Muskel zuerst belastet, dann tetanisiert, entlastet und wieder gedehnt wird.

d) Einfluß der Temperatur auf die Wärmebildung bei der Muskeltätigkeit.

Alle bisherigen Angaben über die Wärmebildung des Kaltblütermuskels beziehen sich auf Zimmertemperatur. Die erhebliche Abänderung, die der Zuckungsablauf bei verschiedener Temperatur erfährt, hat Fick veranlaßt[11]), den Einfluß auf die Erwärmung des zuckenden Muskels einer Untersuchung zu unterwerfen. Auf die technischen Schwierigkeiten der Aufgabe, die Fick hervorhebt, kann hier nicht eingegangen werden. Immerhin ergeben die Versuche unzweifelhaft das von Fick erwartete Resultat, daß mit Erhöhung der Temperatur, alles übrige gleich, die Wärmebildung wächst. Zwischen 10 und 27° ist die Zunahme für Längenzuckungen etwa 60 Proz., während die Steigerung der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit für 10° etwa 100 Proz. beträgt. Die zu erwartende Gesetzmäßigkeit

---

[1]) Heidenhain, Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung usw. S. 106; Blix, Skand. Arch. f. Physiol. 12, 115, 1902. — [2]) Heidenhain, a. a. O. S. 109; Blix, a. a. O. S. 115. — [3]) Fick, Myotherm. Untersuch. 1884, S. 259, 260, 265; Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. 52, 513, 1892. — [4]) Fick, Myotherm. Untersuch., S. 102, 122—124; Starke, Abhandl. d. Ges. d. Wiss. Leipzig 16, 1, 1890; Blix, a. a. O. 1901, S. 115. — [5]) Vgl. O. Frank, a. a. O. S. 453. — [6]) A. a. O. S. 111. — [7]) A. a. O. S. 117. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. 55, 143, 1893. — [9]) Ebenda 51, 363, 1892. — [10]) Skand. Arch. f. Physiol. 12, 117. — [11]) Myotherm. Untersuch. S. 283.

erscheint daher, wie so häufig bei biologischen Vorgängen, „durch andere Beziehungen verschleiert“[1]). Noch stärker ist diese Verschleierung bei den Spannungszuckungen, wo die Zunahme der Muskelwärme in der hohen Temperatur sehr gering ist, oder sogar negativ werden kann. Das Verhältnis $\frac{\text{Wärme bei Spannungsschreibung}}{\text{Wärme bei Längenschreibung}}$ $\left(\text{oder } \frac{W_m}{W_t}\right)$ fand Fick bei Temperaturen von 10° und darunter zu 1,3 bis 3,5, im Mittel 2,1; bei Temperaturen über 19°, meist aber über 27° zu 0,7 bis 1,4, im Mittel 1,1. Bei einer Wiederholung dieser Versuche fand Schenck[2]) die Quotienten auch von der Belastung abhängig, und zwar durchweg größer bei geringer Belastung; trotzdem blieb der Unterschied zugunsten der niederen Temperaturen bestehen. Er verglich ferner isometrische und isotonische Tetani bei verschiedenen Temperaturen; die Quotienten $\frac{W_m}{W_t}$ waren hier größer, bis zu 8,2, aber wieder in derselben Weise von der Temperatur abhängig wie bei den Zuckungen. Endlich hat Greife[3]) unter Schencks Leitung auch noch die Bedeutung der Reizfrequenz für die fraglichen Quotienten untersucht und sie in der S. 488 geschilderten Weise von Einfluß gefunden. Im Gegensatz zu Schencks Ergebnissen von 1894 erhielt er am warmen Muskel für alle Reizstärken höhere Werte als am kalten Muskel, was nach ihm zum Teil durch die ungünstige Beschaffenheit seiner Versuchstiere, zum anderen Teil aber dadurch bedingt war, daß Schenck zur tetanischen Reizung bei verschiedener Temperatur auch verschiedene Reizfrequenzen benutzte. Bei der Unsicherheit aller Tatsachen, welche für den Einfluß der Temperatur auf die Wärmebildung bisher beigebracht wurden, erscheint eine kritische Diskussion derselben nicht durchführbar.

Die Wärmebildung des veratrinisierten Muskels ist 1872 von Fick und Böhm[4]) untersucht und sowohl bei Zuckung wie bei Tetanus erheblich größer gefunden worden als in der Norm. Sie weisen aber die Deutung zurück, daß schon der Einzelreiz im Veratrinmuskel einen tetanischen Vorgang auslöse.

Die abnorm große Wärmeentwickelung des Veratrinmuskels schien die von Heidenhain[5]) zuerst ausgesprochene Vermutung zu bestätigen, daß die der Zuckung eigentümliche Energieumwandlung sich auch in den absteigenden Teil der Kurve erstreckt. 1875 hat dann Steiner unter Heidenhains Leitung die Frage einer besonderen Prüfung unterworfen[6]), indem er den nicht veratrinisierten Muskel auf der Höhe der Zuckung bald entlastete, bald durch ein Zusatzgewicht stärker belastete. Die Resultate entsprachen der Erwartung. Das Versuchsverfahren gibt aber keine Gewähr, daß die Dehnung ausschließlich in den absteigenden Zuckungsast fällt. In letzter Zeit hat auch Blix[7]) nicht näher beschriebene Versuche in dieser Richtung gemacht und entschieden in Abrede gestellt, daß Eingriffe, die den Verlauf der Wiederausdehnung berühren, auf die Wärmeproduktion der Muskelzuckung Einfluß nehmen.

4. Der Wirkungsgrad der Muskelmaschine.

Eine indirekte Bestimmung dieses schon oben S. 479 erwähnten Wertes hat Fick 1869 versucht[8]), indem er den Muskel einmal frei zucken läßt, das anderemal (durch den Arbeitssammler) auf der Höhe der Zuckung entlastet. In beiden Fällen mißt er den Ausschlag des Galvanometers, der natürlich im ersten Falle, wo die geleistete mechanische Arbeit wieder verloren geht und in Wärme verwandelt wird, größer sein muß. Die Differenz entspricht der im zweiten Falle geleisteten Arbeit und stellt zugleich den Teil des (durch den ersten Ausschlag gemessenen) Energieverlustes dar, der

[1]) O. Frank, a. a. O. S. 471. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **57**, 1894. — [3]) Ebenda **62**, 111, 1895. — [4]) Myotherm. Untersuch. S. 75. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. **2**, 423, 1869. — [6]) Ebenda **11**, 196. — [7]) Skand. Arch. f. Physiol. **12**, 116, 1901. — [8]) Myothermische Untersuch., S. 35.

in Arbeit übergeführt werden kann. Das Verhältnis beider gibt den gesuchten Wirkungsgrad. Er findet ihn nach den nötigen Korrekturen zwischen 34 und 55 Proz.

Im Jahre 1878 kommt Fick auf den Versuchsplan zurück[1]), unternimmt aber, nunmehr ausgerüstet mit seiner neuen Thermosäule, die direkte Bestimmung der maßgebenden Energiewerte. Er findet die pro Gramm Muskel in einer Zuckung entwickelte Wärmemenge in maximo zu 3,1 mikrocal, entsprechend der vollständigen Oxydation von 0,0008 mg Kohlehydrat oder 0,0003 mg Fett. Es sei hierzu erwähnt, daß er bei der Umrechnung der beobachteten Temperaturerhöhung in gebildete Wärmemengen die spezifische Wärme des Muskels zu 1,0 annimmt. Berücksichtigt man indessen, daß die thermoelektrische Temperaturmessung unter allen Umständen zu kleine Werte geben muß[2]), so wird durch die Wahl der zu großen Konstante eine Art Ausgleichung geschaffen. Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß der Muskel jedesmal drei rasch sich folgende Zuckungen ausführte, deren Höhe verzeichnet und zur Arbeitsberechnung benutzt wurde unter der Voraussetzung, daß dieselbe wirklich nutzbar gemacht und nicht wieder verwüstet worden sei. Die Arbeit wurde dann in kalorischem Maße ausgedrückt. Aus der Division der frei gewordenen Wärmemenge durch das kalorische Arbeitsmaß ergeben sich Werte, die dem Wirkungsgrade reziprok sind.

Die gleichen Versuche und ihre rechnerische Verwertung finden sich dann auch in Ficks Monographie[3]) angeführt, nur insofern korrigiert, als die spezifische Wärme des Muskels zu 0,8 angenommen ist (vgl. auch S. 173). Die fraglichen Quotienten liegen in diesen Versuchen zwischen 16,7 und 3,7; der Wirkungsgrad demnach zwischen 6 und 27 Proz.

Belastung des Muskels	Temperaturerhöhung in $^1/_{1000}{}^0$	Wärmemenge in Mikrokalorien	Arbeit in Grammillimeter	Kalorisches Äquivalent der Arbeit	Verhältnis der Wärme zur Arbeit
0	5,1	14,6	—	—	—
20	6,3	18,3	465	1,09	16,7
40	6,8	19,7	802	1,88	10,5
80	8,3	23,9	1402	3,34	7,1
120	8,4	24,2	1914	4,50	5,4
160	8,9	25,8	2402	5,64	4,6
200	8,9	25,6	2905	6,83	3,7
160	9,1	26,2	2402	5,64	4,6
120	8,1	23,3	1914	4,50	5,2
80	7,6	21,9	1420	3,34	6,6
40	6,7	19,5	819	1,92	10,2
20	6,2	18,0	465	1,09	16,6
0	4,6	13,4	—	—	—

Man sieht, daß mit steigender Belastung die Wärmebildung des Muskels wächst, gleichzeitig aber auch die Arbeitsleistung, und zwar rascher als

[1]) Myothermische Untersuch. S. 102; Arch. f. d. ges. Physiol. 16, 58, 1878. — [2]) Vgl. oben S. 483; O. Frank, Ergebnisse 3 (2), 376. — [3]) Mechanische Arbeit u. Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit, S. 221.

erstere; der Wirkungsgrad nimmt daher mit der Belastung zu. Bei weiterer Vergrößerung der Last hätte das Arbeitsmaximum erreicht werden, und der Wirkungsgrad wieder abnehmen müssen, vorausgesetzt, daß die Wärmebildung kein Zeichen von Ermüdung gezeigt hätte, was innerhalb der Versuchsreihe von Fick tatsächlich so gut wie vollständig vermieden war. Es ist also eine nur in den Grenzen der angeführten Versuchsreihe gültige Deutung der Ergebnisse, wenn Fick[1]) schreibt: „Es wird ein um so größerer Bruchteil der gesamten chemischen Arbeit auf mechanische Wirkung verwendet, je größer die Kraft ist, die sich der Zusammenziehung des Muskels widersetzt.“ Wird eine Spannungszuckung ausgeführt, wobei die der Zusammenziehung sich widersetzende Kraft so groß ist, daß sie nicht überwunden werden kann, so sollte nach obigem Satze der Wirkungsgrad ein Maximum sein, während er tatsächlich Null ist.

In seiner wiederholt erwähnten Abhandlung ist auch Metzner (S. 124) auf die Frage eingegangen: „einen wie großen Teil der frei werdenden chemischen Spannkraft der Muskel äußersten Falles in Arbeit umsetzen kann“. Er macht hierbei aufmerksam, daß ein Teil der aus Hubhöhe und Gewicht sich berechnenden Totalarbeit nur die Zurückgewinnung der durch das Gewicht an ihm geleisteten Dehnungsarbeit darstellt. Erst wenn dieser als verlorene Arbeit bezeichnete Betrag von der Totalarbeit abgezogen wird, erhält man die nutzbare Arbeit, die physiologisch allein von Interesse ist. Bildet man die Quotienten $\frac{\text{nutzbare Arbeit}}{\text{Wärme}}$, die natürlich immer kleiner sind als die in der Regel benutzten Quotienten $\frac{\text{totale Arbeit}}{\text{Wärme}}$, so läßt sich das Wachsen derselben mit der Reizstärke sehr deutlich aufweisen.

Zur Bestimmung der absoluten Werte des fraglichen Quotienten berechnet er zunächst aus der gemessenen Dehnung des Muskels die Dehnungsarbeit oder verlorene Arbeit unter der Voraussetzung, daß die Dehnung der Spannung proportional ist. Die Dehnungsarbeit wird hierbei natürlich etwas zu groß (und die nutzbare Arbeit etwas zu klein) befunden. Er läßt ferner das von dem zuckenden Muskel gehobene Gewicht, im Gegensatz zu Fick, nicht wieder zurückfallen, sondern bewirkt durch eine sinnreiche Benutzung des Arbeitssammlers, daß der vom Muskel gehobene Rahmen samt Gewicht erst beim Herabsinken das Rad des Arbeitssammlers und die mit ihm noch verbundenen trägen Massen in Drehung versetzt. Hierdurch wird die vom Muskel geleistete Arbeit tatsächlich nach außen abgeleitet (zur Überwindung der Reibung verbraucht) und zugleich erreicht, daß das langsam sinkende Gewicht den Muskel in die Anfangsspannung zurückbringt ohne erwärmende Erschütterung.

Wird mit dieser Art der Beanspruchung des Muskels die Wärmemessung verknüpft, und, wie dies Metzner getan hat, der Quotient $\frac{\text{nutzbare Arbeit}}{\text{Wärme}}$ gebildet, so gibt derselbe, nicht wie bei Fick, den Bruchteil der ganzen frei werdenden Energie, der in Gestalt von mechanischer Arbeit auftritt, sondern das Verhältnis der beiden Summanden der Wärmetönung. Aus den im

---

[1]) Myotherm. Untersuch. S. 124.

Anhang zu Metzners Abhandlung mitgeteilten Versuchsergebnissen ist zu ersehen, daß der Quotient den Wert 1 nicht selten erreicht und sogar überschreitet. Der höchste beobachtete Wert ist 1,35 oder rund $\frac{4}{3}$, d. h., in die Ficksche Ausdrucksweise übersetzt, 57 Proz. der frei gewordenen Energie sind in Gestalt nutzbarer Arbeit aufgetreten.

Merkwürdigerweise ist bei Untersuchung des Wirkungsgrades bisher dem Verhalten des „ermüdeten" Muskels keine Beachtung geschenkt worden, obwohl bereits Heidenhain darauf aufmerksam gemacht hat, daß bei längerer Inanspruchnahme des ausgeschnittenen Muskels die Wärmebildung sehr klein wird, bei noch erheblicher mechanischer Leistungsfähigkeit. Hier muß der Wirkungsgrad besonders hohe Werte erreichen. Die Erscheinung wird man auf Grund der Versuche Fletchers so aufzufassen haben, daß infolge unzureichender Zufuhr von Sauerstoff die oxydativen Spaltungen unvollständig verlaufen. Da der Muskel trotzdem kräftig zu arbeiten vermag, so liegt die Annahme nahe, daß auch am frischen Präparat nur ein Teil der frei werdenden Energie mit den mechanischen Äußerungen der Muskeltätigkeit notwendig und untrennbar verknüpft ist, während der Rest auf Rechnung einer sekundären Reaktion zu setzen ist, die nur bei ausreichender Sauerstoffspannung eintritt. Wie weiter unten zu erörtern sein wird, ist die Feststellung des maximalen Wirkungsgrades von großer Wichtigkeit für das Verständnis der Energieumwandlung im Muskel. Versuche an derartig „ermüdeten" Muskeln könnten daher theoretisch sehr bedeutungsvoll werden.

V. Die Lebensdauer ausgeschnittener Muskeln und ihre Abhängigkeit von der chemischen Beschaffenheit der Umgebung.

A. Konservierende, lähmende und tötende Einwirkungen auf dieselben.

1. Wirkung der Salze der Alkalien und alkalischen Erden.

Im Abschnitt über den Stoffwechsel des Muskels wurde, hauptsächlich auf Grund der Versuche Fletchers, darauf hingewiesen, daß von dem Augenblicke der Abtrennung des Muskels sein Stoffwechsel sich ändert, zunächst stark zurückgeht und später mit der Ausbildung der Starre und mit dem Absterben eine andere Richtung nimmt.

Auf die Dauer dieser Prozesse bzw. auf den Zeitpunkt ihres Eintrittes hat vor allem die Temperatur einen sehr großen Einfluß insofern, als niedere Temperaturen alle Zeiten verlängert. Nach Overton[1]) hält sich die Erregbarkeit von Nervmuskelpräparaten in Ringerlösung bei Temperaturen, die nur wenig über 0° liegen, während 15 bis 20 Tagen fast unverändert, d. h. etwa achtmal so lange als bei 20°.

Die Dauer der Erregbarkeit wächst ferner innerhalb gewisser noch nicht näher bekannter Grenzen mit der Sauerstoffspannung, wie Fletcher[2]) in ein-

[1]) Beiträge zur allg. Muskel- und Nervenphysiol. III; Arch. f. d. ges. Physiol. 105, 256, 1904. — [2]) Journ. of Physiol. 28, 476, 1902.

wandfreier Weise gezeigt hat. Dort sind auch die älteren Angaben über diese Frage berücksichtigt [1]).

Von größter Bedeutung bei allen solchen Versuchen, die sich möglichst lange Erhaltung des ausgeschnittenen Muskels zum Ziele setzen, ist die Verhütung des Wasserverlustes. Am leichtesten wird dieser Forderung dadurch genügt, daß man den Muskel in Lösungen einhängt, die ihm weder Wasser entziehen, noch ihn quellen machen. Die Lösung darf ferner keine dem Muskel schädigenden Stoffe enthalten und muß genügend mit Sauerstoff gesättigt sein. Defibriniertes Blut oder auch Serum des betreffenden Tieres sind hierzu wohl die besten Zusatzflüssigkeiten, doch ist zu bedenken, daß diese eiweißreichen Lösungen sich leicht zersetzen, auch ist ihre verwickelte Zusammensetzung für viele Versuche nachteilig. Das Streben nach einfacher zusammengesetzten und doch Gleiches leistenden Ersatzlösungen, sogenannten indifferenten oder physiologischen Lösungen ist daher verständlich.

Die wissenschaftliche Untersuchung dieser Frage beginnt mit O. Nasse [2]). Er ermittelte für eine große Zahl von Alkalisalzen die günstigsten Konzentrationen, d. h. jene, in welchen Froschmuskeln am längsten ihre Erregbarkeit behielten. Er fand bei den Natriumsalzen mit Ausnahme des Fluorids und des sekundären Karbonats die fraglichen Konzentrationen annähernd dem Molekulargewicht proportional und zwischen $^1/_9$ und $^1/_{10}$ normal liegend. Für das Chlorid, das sich allen anderen Natriumsalzen überlegen zeigte, bestimmte er die beste Konzentration im Mittel zu 0,6 Proz. Er vermutet, daß diese günstigsten Lösungen „dieselbe endosmotische Kraft besitzen wie die Muskeln“ (S. 118) und findet die Vermutung insoweit bestätigt, als die Muskeln in ihnen nur wenig (um 4 bis 8 Proz.) an Gewicht zunehmen. Genauere Angaben über diese Bestimmungen fehlen.

Für die Lösungen der Kali- und Ammoniumsalze ließen sich derartige Beziehungen nicht auffinden. Die Lebensdauer der Muskeln in ihnen war, verglichen mit den äquimolekularen Lösungen der entsprechenden Natriumsalze, stets verkürzt. In eine Diskussion der schädlichen Wirkung jener Salze sowie des Natriumfluorids wird nicht eingetreten. Die ungünstige Wirkung des Karbonats wird seiner alkalischen Reaktion zugeschrieben.

Als eine Fortsetzung der Versuche von Nasse können einige der Arbeiten von Overton gelten [3]), wenn auch ihre Fragestellung wesentlich weiter ausgreift. Der Gesichtspunkt, der hier vor allem in den Vordergrund tritt, ist die Frage nach der Durchlässigkeit der Muskelfaser, insbesondere ihrer oberflächlichen Grenzschicht für die Bestandteile der sie umgebenden Lösung. Die Frage nach einer indifferenten Lösung kann als ein spezieller Fall der vorerwähnten betrachtet werden. Als Prüfstein der Durchlässigkeit diente das Verhalten des Muskelgewichtes, in einzelnen Fällen auch andere Kennzeichen. Die hauptsächlichsten Ergebnisse sind folgende:

Froschmuskeln (vorwiegend der Sartorius) behaupten in der Regel in 0,7 Proz. Kochsalzlösung durch etwa 12 Stunden ihr Gewicht, nehmen dann in den folgenden 12 bis 24 Stunden um ein geringes ab, um weiterhin nach

---

[1]) Über die lange Lebensdauer in Borsäure s. Overton, Arch. f. d. ges. Physiol. **92**, 243, 1902. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **2**, 97, 1869. — [3]) Ebenda **92**, 115, 1902; **105**, 176, 1904.

dem Erlöschen der Erregbarkeit durch reichliche Wasseraufnahme beträchtlich zuzunehmen. Letzteres ist eine Erscheinung des Absterbens. Mit Kochsalzlösungen von etwas abweichendem Prozentgehalt setzt sich der Sartorius in längstens 3 Stunden, der Gastrocnomius in 5 bis 12 Stunden ins Gleichgewicht. In Salzlösungen, deren osmotischer Druck gleich dem des Froschblutes ist (0,65 Proz.), nehmen die Muskeln etwas an Gewicht zu, was sich aller Wahrscheinlichkeit nach in der Weise erklärt, daß das Eiweiß der Muskellymphe nicht oder nur äußerst langsam durch das Perimysium hindurch in die umgebende Lösung austreten kann. Die Lymphe behauptet daher einen um den partiellen osmotischen Druck des Eiweißes erhöhten osmotischen Druck [1]). Aus der Gewichtskonstanz in 0,7 Proz. NaCl folgt ferner, daß das Kochsalz bzw. dessen Ionen nicht merklich in den Muskel eindringen.

Wird der Sartorius in hypotonische Kochsalzlösungen gebracht, so nimmt er Wasser auf und stellt sich in längstens 3 Stunden auf ein neues größeres Gewicht ein. Dasselbe ist aber nicht dem jeweiligen osmotischen Druck der Salzlösungen umgekehrt proportional. Der Muskel nimmt z. B. bei Übertragung aus einer 0,7 proz. Kochsalzlösung in eine halb so starke nicht um sein ursprüngliches Gewicht zu, er nimmt nicht einmal so viel Wasser auf, als er zu Anfang des Versuches enthielt, sondern nur etwa die Hälfte dieses Betrages. Es widerspricht daher den Tatsachen, den Muskel als eine mit Flüssigkeit gefüllte Blase oder als ein Gemenge von fester Substanz und wässeriger Lösung zu betrachten; es muß vielmehr angenommen werden, daß ein gewisser, seiner Menge nach nicht bekannter Teil des Muskelwassers in der Form von „Quellungswasser" vorhanden ist [2]). Es ist sogar nicht ausgeschlossen, daß die Phase einer echten wässerigen Lösung im frischen Muskel ganz oder zum größten Teile fehlt, wie Overton daraus schließt, daß die Muskeln, die frisch durchsichtig sind, in hypotonischen Lösungen trüb und undurchsichtig werden, um so mehr, je verdünnter die Lösung ist. Übrigens zeigen die Muskeln in solchen Lösungen, bis herab zu 0,4 Proz. NaCl, keine verminderte, sondern sogar eine etwas gesteigerte Erregbarkeit, ihre Lebensdauer ist nicht verkürzt; doch sind sie empfindlicher gegen Narkotika als frische Muskeln. In 0,2 Proz. Kochsalz verlieren Sartorien in 1 Stunde ihre Erregbarkeit und in etwa 2 Stunden ihre normalen osmotischen Eigenschaften, d. h. es wird die Grenzschicht des Protoplasmas sowohl für Chlornatrium wie für phosphorsaures Kalium durchgängig [3]). Die Nervenendigungen im Muskel werden noch rascher geschädigt [4]).

Werden Froschmuskeln in hypertonische Kochsalzlösungen gebracht, so nehmen sie an Gewicht ab und zeigen gleichzeitig eine dauernde Unruhe, sogenannte „spontane" Zuckungen. Die Lösungen werden von 0,9 Proz. NaCl ab schlecht ertragen, die Muskeln verlieren in wenigen Stunden ihre Erregbarkeit und nehmen dann bedeutend an Gewicht zu, was auf dem Verlust ihrer normalen osmotischen Eigenschaften beruht. Die Erregbarkeit der Muskeln bleibt länger erhalten, wenn die Hypertonie der umgebenden Lösung durch Zusatz von Rohrzucker zur Kochsalzlösung von 0,65 Proz.

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **92**, 128 und 235. — [2]) Ebenda **92**, 133—142. — [3]) Ebenda **92**, 144—145. — [4]) Ebenda **92**, 150.

erreicht wird. Unter allen Umständen bleibt die Gewichtsabnahme des erregbaren Muskels in diesen Lösungen gering, weil nachweislich der größte Teil des aus den Muskelfasern austretenden Wassers in der Zwischenflüssigkeit, d. h. innerhalb des Perimysiums verbleibt. Die Gewichtszunahme nach Verlust der Erregbarkeit ist hauptsächlich durch die größere Diffusibilität des NaCl gegenüber den Salzen des Muskels bedingt. Über das ungleiche Verhalten verschiedener Froschmuskeln bzw. der kurzen Zehenmuskeln muß auf die Abhandlung von Overton[1]) verwiesen werden.

Wird die Konzentration des Kochsalzes in der Umgebung des Muskels vermindert, indem gleichzeitig durch Zugabe von Rohrzucker oder anderen nicht eindringenden Anelektrolyten für Erhaltung des nötigen osmotischen Druckes gesorgt wird, so verliert der Muskel (und wie die weitere Untersuchung zeigte, auch der Nervenstamm, sowie das Nervenendorgan[2]) seine Erregbarkeit für jede Art von Reiz, sobald der NaCl-Gehalt der Lösung unter 0,07 Proz. herabsinkt. Wird daher ein Muskel in eine reine isosmotische Rohrzuckerlösung versenkt, so wird er in einer von seiner Größe abhängigen Zeit völlig unerregbar, gewinnt aber seine Erregbarkeit wieder, wenn die angegebene Menge Kochsalz oder äquivalente Mengen eines anderen Na-Salzes zugegeben werden. Die Erregbarkeit ist demnach abhängig von der Konzentration der Na-Ionen. Ein Ersatz derselben ist möglich durch $\dot{\mathrm{Li}}$[3]) und in sehr beschränktem Maße durch $\dot{\mathrm{Cs}}$, $\dot{\mathrm{Am}}$, $\ddot{\mathrm{Ca}}$, $\ddot{\mathrm{Ba}}$ und $\ddot{\mathrm{Mg}}$[4]). In jüngster Zeit hat Overton gefunden, daß das salzsaure Tetramethylamin ein recht guter Ersatz für NaCl und LiCl ist[5]). Aus diesen Erfahrungen und noch später zu erwähnenden folgt, daß die Bedeutung der genannten Stoffe für die Erregbarkeit anscheinend nichts mit ihren sonstigen günstigen oder ungünstigen Wirkungen auf die Muskelfaser zu tun hat und lediglich eine Funktion ihrer Ionenbeweglichkeit ist.

Die Wirkung der Salze der übrigen Alkalien und der alkalischen Erden ist ebenfalls von Overton einer genauen Prüfung unterzogen worden[6]).

Sehr merkwürdig ist die Wirkung der Kaliumsalze auf den Muskel. Um dieselbe rein beobachten zu können, ist es nicht statthaft, den Muskel direkt in das betreffende Kaliumsalz einzuhängen. Es muß vielmehr das Chlornatrium erst aus der Zwischenflüssigkeit entfernt werden, was durch Versenken des Muskels in Rohrzuckerlösung gelingt. Führt man dann den Muskel in die isotonische Lösung eines Kaliumsalzes über, so ist der Erfolg verschieden, je nachdem ein Halogensalz bzw. das Nitrat, oder das Salz einer anderen Säure gewählt wird. Die Halogensalze und das Nitrat lähmen zunächst den Muskel, d. h. sie machen ihn unerregbar für jede Art von Reiz; sehr bald gesellt sich aber eine Schädigung des Muskels hinzu, die sich in einer allmählichen Zunahme des Gewichts, bis zum doppelten des Anfangswertes, äußert. Lange bevor der Muskel diesen starken (nicht mit Verkürzung verbundenen!) Quellungszustand erreicht, ist er abgestorben (ein Sartorius z. B. längstens in 1 bis 2 Stunden), d. h. durch Rückführung in normale Kochsalzlösung (direkt oder durch Rohrzucker) nicht mehr erregbar zu machen.

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **92**, 159. — [2]) Ebenda **105**, 251. — [3]) Ebenda **92**, 376. — [4]) Ebenda **105**, 212, 218, 222, 228, 232. — [5]) Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1905, S. 2. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 176—290, 1904.

Eine Reihe anderer Kaliumsalze, wie das sekundäre Phosphat, das neutrale Sulfat, das Tartrat, das Äthylosulfat und das Acetat lähmen zwar auch den Muskel, schädigen ihn aber nicht und bewirken auch keine Gewichtszunahme desselben. Letztere Erfahrung schließt die Annahme aus, daß die fraglichen Salze in merklichen Mengen in die Muskelfasern eindringen. Zur Lähmung scheint lediglich die Anwesenheit der Kaliumsalze in der Zwischenflüssigkeit zu genügen bzw. der Kaliumionen, da bei der gleichartigen Wirksamkeit aller Kaliumsalze in dieser Richtung wohl dem Kaliumion der Erfolg zugeschrieben werden muß. Ob der ruhende Muskel für Kaliumionen durchgängig ist (was er bekanntlich für Na-Ionen nicht ist), wird durch die erwähnten Erfahrungen weder bewiesen noch widerlegt. Es wird sich weiter unten Veranlassung finden, diese Frage zu erörtern.

Die abtötende Wirkung der Halogensalze des Kaliums sowie seines Nitrats kann dagegen nur den nicht dissoziierten Molekülen dieser Salze zugeschrieben werden, die zunächst die oberflächlichen Schichten der Muskelfasern schädigen, ihre osmotischen Eigenschaften vernichten und hierauf in die Fasern eindringen, was in deren Gewichtszunahme zum Ausdruck kommt. Hier handelt es sich um einen offensichtlichen Diffusionsaustausch, bei dem die Halogene (bzw. das Nitrat) der Zwischenflüssigkeit gegenüber den Phosphaten der Fasern im Vorteil sind.

Eigentümliche Verhältnisse findet man bei der gleichzeitigen Anwesenheit verschiedener Salze der Alkalien und alkalischen Erden in der Zusatzflüssigkeit. „In gemischten Lösungen von NaCl und KCl, die mit einer 6 bis 7 proz. Kochsalzlösung isotonisch sind, verlaufen die Vergiftungserscheinungen der Muskeln langsamer als in reinen Kaliumchloridlösungen von demselben osmotischen Druck, doch findet das totale Absterben von Sartorien noch in (calciumfreien) Lösungen, die nur 0,15 Proz. KCl enthalten, bei Zimmertemperatur stets in weniger als 24 Stunden statt [1])."

Kleinere Mengen von KCl bis herab zu 0,065 Proz. in normaler Kochsalzlösung bedingen nur eine Lähmung der Muskeln, von der sie sich auch nach längerem Verweilen wieder völlig erholen können. In 0,65 NaCl + 0,06 Proz. KCl sind die Muskeln schwach und nur lokal erregbar und auch bei geringeren Konzentrationen bis herab zu 0,03 Proz. KCl ist die verminderte Erregbarkeit mehr oder weniger deutlich ausgeprägt. In Lösungen mit 0,02 Proz. KCl ist eine Schädigung der Erregbarkeit nicht mehr nachweisbar und die Muskeln bleiben in ihnen eher länger am Leben als in reinen Kochsalzlösungen [2]). Die lähmende Grenzkonzentration des KCl ist indessen keine absolute. Sie ist nicht nur für verschiedene Muskeln (im anatomischen Sinne) verschieden, sondern auch abhängig von der Konzentration des Kochsalzes. In einer Lösung von 4,5 Proz. Rohrzucker + 0,15 Proz. NaCl + 0,04 Proz. KCl werden Muskeln völlig gelähmt und eine Lösung von 5 bis 6 Proz. Rohrzucker + 0,08 Proz. NaCl + 0,02 Proz. KCl setzt die Erregbarkeit sehr stark herab [3]).

RbCl und CsCl töten den Muskel wie KCl, nur langsamer und die dabei auftretende Quellung ist geringer. Die minimale, molekulare, lähmende

---

[1]) Overton, Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 192, 1904. — [2]) Ebenda S. 195. — [3]) Ebenda S. 197.

Konzentration ist für die drei Salze nahezu gleich. Auch AmCl steht in seinen lähmenden bzw. schädigenden Wirkungen auf den Muskel dem KCl nahe, ist aber schwächer. Wie die vorgenannten Salze, dringt es nicht merklich in die Muskelfasern ein, solange schädigende Konzentrationen vermieden werden.

Die Versuche mit den Chloriden der alkalischen Erden ergaben zunächst für $CaCl_2$, daß eine Lösung von 0,2 Proz. $CaCl_2$ + 0,5 bis 0,6 Proz. NaCl indifferent ist. In 0,2 bis 0,4 Proz. $CaCl_2$ + 0,4 Proz. NaCl ist die Erregbarkeit der Muskeln verringert, in 1 Proz. $CaCl_2$ + NaCl, ebenso aber auch in 0,2 Proz. $CaCl_2$ + Rohrzucker bis zur Isotonie sterben die Muskeln in wenigen Stunden ab, wobei sie an Gewicht in der Regel anfangs ab- und später zunehmen [1]). $CaCl_2$ wirkt also wie KCl in Abwesenheit von NaCl schädlicher als im Verein mit diesem. Daß kleine Mengen von $CaCl_2$ die Erregbarkeit von Na-freien Muskeln für kurze Zeit wieder herstellen können, wurde bereits oben (S. 500) erwähnt. Ähnlich wie $CaCl_2$ verhalten sich $SrCl_2$ und $MgCl_2$, doch wirken sie schwächer, d. h. sie werden auch in höheren Konzentrationen (innerhalb der stets isosmotischen Lösungen) ziemlich gut ertragen.

$BaCl_2$ zeigt in seinen Wirkungen auch insofern Verwandtschaft mit den vorerwähnten Salzen, als es in 2 proz. Lösung imstande ist, dem Zuckermuskel für kurze Zeit eine, wenn auch nur geringe und auf den Reizort beschränkte, Erregbarkeit zu verleihen. Im übrigen ist es, wie lange bekannt, ein heftiges Muskelgift, das selbst in Verdünnungen von 1 : 20 000 die Muskeln innerhalb 12 Stunden tötet.

2. Gegensätzliche Wirkungen von Alkali- und Erdalkalisalzen.

Es ist eine hauptsächlich durch die Arbeiten von S. Ringer gesicherte Erfahrung, daß Calciumsalze eine gegensätzliche Wirkung gegenüber Kalium-, Natrium- und Ammoniumsalzen ausüben [2]), indem sie die schädigenden und erregenden Wirkungen der letzteren verringern oder aufheben und ebenso auch die Kontraktur, die in reiner Kochsalzlösung zuckende Muskeln aufweisen [3]). Eine Calcium enthaltende Kochsalzlösung ist daher ein weit besseres Konservierungsmittel für Muskeln als eine reine Kochsalzlösung; die besten Ergebnisse erzielte Ringer mit einer Lösung, die neben Kochsalz kleine Mengen von KCl und $CaCl_2$ enthielt, die seitdem als Ringerlösung bezeichnet wird. Ringer fand ferner, daß das $CaCl_2$ durch Strontiumchlorid, nicht aber durch Baryumchlorid und daß das Kaliumchlorid durch Rubidiumchlorid in äquimolekularer Konzentration vertreten werden kann [4]).

Locke, der die Beobachtungen Ringers gegen die Einwürfe Albaneses [5]) verteidigte [6]), erkannte, daß in reinen Kochsalzlösungen die Überleitung der Erregung vom Nerv auf den Muskel nach kurzer Zeit erschwert und später ganz aufgehoben ist und daß durch kleine Mengen von $CaCl_2$ die Leitung wieder hergestellt wird [7]). Von großer Wichtigkeit war ferner der von Locke geführte Nachweis [8]), daß das destillierte Wasser, wenn es bei

---

[1]) Über die Erklärung dieser Gewichtsänderungen vgl. Overton, ebenda **105**, 225. — [2]) Journ. of Physiol. **4**, 29 u. 222, 1883; **7**, 118 u. 291, 1886; **18**, 425, 1895. — [3]) Ebenda **8**, 20, 1887. — [4]) Ebenda **4**, 370, 1883. — [5]) Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol. **32**, 297, 1893. — [6]) Journ. of Physiol. **18**, 332, 1895. — [7]) Zentralbl. f. Physiol. 1894, S. 166. — [8]) Journ. of Physiol. **18**, 318, 1895.

seiner Darstellung oder Aufbewahrung mit gewissen Metallen in Berührung kommt, giftige Eigenschaften [1]) gewinnt. Er war dadurch in der Lage, mancherlei Widersprüche in den Angaben früherer Autoren aufzuklären und für die Zusammensetzung einer die Tätigkeit des Warmblüterherzens 7 bis 8 Stunden erhaltenden Lösung folgende Vorschrift aufzustellen: 0,9 Proz. $NaCl$, 0,02 Proz. $CaCl_2$, 0,02 Proz. KCl, 0,02 Proz. $NaHCO_3$, Sättigung mit Sauerstoff bei Atmosphärendruck. Als ernährenden Zusatz wandte er mit gutem Erfolge 0,1 Proz. Dextrose an [2]). Die hohe Bedeutung der drei Chloride des Natriums, Kaliums und Calciums für die Tätigkeit und den Tonus des isolierten Herzens und seiner Teile ist in neuerer Zeit namentlich von Howell [3]) sowie von Greene [4]) nachgewiesen worden.

Nach Overton [5]) ist die Bedeutung des Calciums eine noch weitergehende, indem es, in kleinen Mengen zugesetzt, dem Muskel eine größere Widerstandskraft verleiht gegen Wasserentziehung [6]), gegen die lähmenden bzw. schädigenden Wirkungen von Kalium-, Rubidium-, Calcium-, Ammonium- und Aminsalzen und auch gegen die des Baryumchlorids. $MgCl_2$ besitzt diese Eigenschaften nicht. Die günstige Wirkung, die $CaCl_2$ auf die Kaliumlähmung der Muskeln ausübt, ist an die Gegenwart von Natrium gebunden [7]).

Die Erschwerung bzw. Aufhebung der Erregungsleitung vom Nerv auf den Muskel bei Entziehung des Na (Locke, s. oben) ist von Cushing [8]) und Overton bestätigt worden. Noch rascher wird, wie letzterer Forscher fand, die indirekte Erregbarkeit durch Kaliumsalze aufgehoben (Rubidium- und Cäsiumsalze wirken ähnlich), wozu um so kleinere Mengen genügen, je weniger Kochsalz in der Lösung vorhanden ist. $CaCl_2$ und $SrCl_2$ sind, analog ihrem schützenden Einflusse auf den Muskel, auch hier imstande, die curareartige Wirkung des Kaliums und seiner Verwandten zu mäßigen oder aufzuheben, eine Eigenschaft, die dem Ba und Mg fehlt.

Auf Grund gewisser Überlegungen hat Overton es wahrscheinlich gemacht, daß die Aufhebung der indirekten Erregbarkeit in reiner Kochsalzlösung auf der teilweisen Dissoziation einer organischen Calciumverbindung in der Kittsubstanz zwischen Nerv und Muskel beruht [9]).

3. Die Wirkung organischer Substanzen auf den Muskel.

Während die bisher betrachteten Verbindungen, die gewöhnlichen Salze der Alkalien und der alkalischen Erden bzw. deren Ionen, in die unversehrten, ruhenden Muskelfasern nicht oder nur in äußerst geringen Mengen aufgenommen werden, finden sich unter den organischen Verbindungen eine außerordentlich große Zahl von Stoffen, die mehr oder weniger rasch eindringen und dann meist eine im wesentlichen übereinstimmende, die sog. narkotisierende Wirkung entfalten. Dieselbe besteht in einer Unterbrechung der Lebensvorgänge, die, sofern die Narkose nicht zu lange dauert, vollständig zurückgeht, sobald die Stoffe aus den Fasern wieder entfernt werden.

---

[1]) Oligodynamische Wirkungen nach Nägeli, Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. **33**, 1, 1893. — [2]) Zentralbl. f. Physiol. **14**, 670, 1900. — [3]) Amer. Journ. of Physiol. **2**, 47, 1898 und **6**, 181, 1901. — [4]) Ebenda **2**, 126, 1898. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 237, 1904. — [6]) Man vgl. hierzu auch E. Mai, Diss. Würzburg 1903. — [7]) Overton, a. a. O. S. 246. — [8]) Amer. Journ. of Physiol. **6**, 77, 1901. — [9]) Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 278.

Die Frage der Durchlässigkeit der Muskelfasern für organische Stoffe ist von Overton an Hand eines sehr großen Versuchsmaterials planmäßig untersucht worden, wobei er feststellen konnte, daß das Verhalten des Muskels völlig übereinstimmt mit dem anderer tierischer und pflanzlicher Zellen [1]). Dies gilt im besonderen auch für die relative Schnelligkeit des Eindringens und die Abhängigkeit dieses Vorganges von der chemischen Konstitution der Verbindung. Man ist daher durch Wahl geeigneten Versuchsmaterials in der Lage, die Leichtigkeit des Eindringens auch für solche Stoffe beurteilen zu können, die für die Muskeln zu giftig sind, um in den nötigen Konzentrationen verwendet zu werden. Vorbedingung für die narkotische Wirkung eines Stoffes auf tierische oder pflanzliche Zellen ist seine, wenn auch noch so beschränkte Wasserlöslichkeit, da er sonst an die Zellen nicht herangeführt werden kann. Für das Eindringen gilt dann die Regel, „daß alle jene Verbindungen, die in Äther, Olivenöl und ähnlichen organischen Lösungsmitteln leicht löslich sind, in die Muskelfasern sehr leicht eindringen, daß aber, je geringer die Löslichkeit einer Verbindung in Äther, Olivenöl usw. im Verhältnis zu ihrer Löslichkeit in Wasser ist, um so langsamer die betreffende Verbindung in die Muskelfaser übertritt [2])".

Auf die Bedeutung des Teilungskoeffizienten einer Substanz zwischen Öl bzw. den Zellfetten einerseits, Wasser andererseits für deren narkotische Wirkung, ist zuerst von H. Meyer [3]) und unabhängig hiervon von Overton [4]) hingewiesen worden, und beide Autoren haben für ihre Auffassung eine große Zahl von Beispielen beigebracht. Overton hat ferner gezeigt, daß die eigentümlichen osmotischen Eigenschaften der lebenden pflanzlichen und tierischen Zellen aufs engste mit dem auswählenden Lösungsvermögen der Zellfette zusammenhängen und voraussichtlich auf einer Imprägnation der Grenzschichten des Protoplasmas mit einer fettartigen Substanz beruhen [5]).

Auffällig ist, daß gerade jene organische Verbindungen, die als nährende bzw. als Vorstufen der Zellbestandteile zu gelten haben, wie der Traubenzucker, die Aminosäuren und Hexonbasen, nicht oder nur äußerst langsam in die Zellen eindringen. Über die Art, wie etwa die Aufnahme dieser Stoffe in die Zellen zu denken ist, vgl. man Overton [6]). Daß auch eine Anzahl anorganischer Verbindungen, wie Borsäure, gewisse Gase, wie Kohlensäure, Sauerstoff, Stickoxydul und andere, entsprechend ihren eigentümlichen Teilungs- bzw. Absorptionskoeffizienten in die Zellen eindringen, ist verständlich und für einzelne dieser Stoffe leicht nachzuweisen.

Die gleichartige Wirkung so vieler chemisch verschiedenartiger Stoffe auf die Muskeln bzw. auf die Zellen überhaupt, sowie die Beziehungen zwischen narkotischer Kraft und Teilungskoeffizient, legen die Annahme nahe, daß es sich bei der Narkose zunächst um eine einfache Lösung des narkotisierenden Körpers in den Zellipoiden handelt. Hierfür spricht auch die rasche Entgiftung, sobald die narkotisierende Verbindung aus den Zellflüssigkeiten entfernt wird [7]). Damit ist aber nicht gesagt, daß nicht weiterhin die

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **92**, 115—280, 1902; ferner desselben Verfassers Studien über die Narkose, Jena 1901. — [2]) Ebenda **105**, 258. — [3]) Arch. f. experim. Pathol. **42**, 109, 1899. — [4]) Vierteljahrsschr. der naturf. Ges. Zürich **44**, 106, 1899. — [5]) Ebenda S. 109; Arch. f. d. ges. Physiol. **92**, 264. — [6]) Ebenda **92**, S. 220, 228 u. 265. — [7]) Overton, Narkose, S. 176.

narkotisierenden Stoffe chemische Umsetzungen mit gewissen Teilen des Protoplasmas eingehen, wodurch neue Wirkungen zustande kommen. Dies gilt insbesondere für die verschiedenen aliphatischen und aromatischen Amine, die je nach ihrer Affinität zu den einzelnen Zellbestandteilen bei sehr ungleichen und oft sehr niedrigen Konzentrationen ihre giftigen Wirkungen entfalten. Die Wirkungen sind dann trotz konstant bleibender Konzentration in der Außenflüssigkeit progressiv und gehen bei Überführung in giftfreie Lösungen nur sehr allmählich zurück. Diese Erfahrungen haben Overton veranlaßt, zwischen indifferenten und basischen Narkoticis zu unterscheiden [1]).

Es ist unmöglich, an dieser Stelle auf die Wirkungen der einzelnen hierher gehörigen Stoffe einzugehen. Abgesehen von erregenden Wirkungen, die im nächsten Abschnitt besprochen werden sollen, sind es hauptsächlich drei Veränderungen des Muskels, die bisher genauer beachtet worden sind:

1. Die Lähmung der motorischen Nervenden, wie sie oben als Folge der Anwesenheit sehr kleiner Mengen von Kalium-, Rubidium-, Cäsium- und Ammoniumsalzen in calciumfreien Kochsalzlösungen beschrieben worden ist.

Unter den Alkaloiden ist der typische Repräsentant dieser Gruppe das Curarin, über dessen Eigenschaften und Wirkungen namentlich die sorgfältigen Arbeiten von R. Böhm [2]) und seines Schülers Tillie [3]) Aufschluß gegeben haben. Über die curareartige Wirkung anderer Substanzen vgl. man Fr. Hofmeister [4]) (Platinbasen), Archarow [5]) (Coniin), G. Hoppe-Seyler [6]) (Chinotoxin), Santesson [7]) (verschiedene organische Basen), Lohmann [8]) (Delphinin) u. a. m. Über den Antagonismus zwischen Curare und Physostigmin vgl. Pal [9]), Rothberger [10]) und Durig [11]).

2. Veränderte Reaktion auf einen Einzelreiz. Das bekannteste Beispiel für eine solche Wirkung ist das Veratrin, über welches v. Bezold und Hirt [12]) sowie Fick und Böhm [13]) die ersten genauen Mitteilungen machten. Einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der eigentümlichen Giftwirkung stellt die Arbeit von Mostinsky (und Straub) dar [14]). Über den Mechanismus der Giftwirkung vgl. man Straub [15]). Übrigens ist durch die genannten Arbeiten die wiederholt aufgeworfene Frage noch nicht geklärt, ob die lange Verkürzungsdauer des Veratrinmuskels nach einem Einzelreiz, auf verzögerter Erschlaffung, Fortdauer der Erregung (kontinuierlich oder diskontinuierlich?) oder veränderter Quellung beruht. Über das elektromotorische Verhalten des Veratrinmuskels s. unten S. 536.

Eine auf den ersten Blick ähnliche, in Wirklichkeit verschiedene Wirkung auf die quergestreifte Muskulatur hat das Glycerin [16]). Verlangsamtes Absinken der Zuckungskurve ist nach kleinen Koffeïndosen beobachtet [17]). Im gleichen Sinne wirken gewisse zyklische Isoxime [18]). Eine Steigerung der absoluten Kraft und des Arbeitsmaximums bei Frosch- und Warmblütermuskeln wird hervorgerufen durch die Chinaalkaloide [19]), durch Koffeïn [20]). Auch steigt unter der Wirkung des

---

[1]) Zeitschr. f. physikal. Chem. 22, 208, 1897; Studien über die Narkose, S. 160. — [2]) Abhandl. d. Ges. d. Wiss. Leipzig 22, 233, 1895 und Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 35, 16. — [3]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 27, 1, 1890. Vgl. auch Langley, Journ. of Physiol. 33, 374, 1905. — [4]) Ebenda 16, 393, 1883. — [5]) Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1886, S. 369. — [6]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 24, 241, 1888. — [7]) Skand. Arch. f. Physiol. 6, 308, 1895 u. 10, 201, 1900. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. 92, 473, 1902. — [9]) Zentralbl. f. Physiol. 14, 255, 1900. — [10]) Arch. f. d. ges. Physiol. 87, 117, 1901. — [11]) Ebenda 15, 751, 1901. — [12]) Unters. aus d. physiol. Laborat. Würzburg 1, 123, 1867. — [13]) Verhandl. d. physikal. med. Ges. Würzburg 3, 198, 1872. — [14]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 51, 310, 1904. — [15]) Archivio di fisiologia 1, 59, 1903. — [16]) Langendorff, Arch. f. Physiol. 1891, S. 480; Santesson, Skand. Arch. f. Physiol. 14, 1 u. 430, 1903 (dort auch Literatur). — [17]) Buchheim u. Eisenmenger, Eckhardts Beiträge 5, 112, 1870. — [18]) Jacobi, Hayashi u. Subinski, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 50, 199, 1903. — [19]) Santesson, ebenda 30, 411 u. 448, 1892. — [20]) Dreser, ebenda 27, 50, 1890.

letzteren Stoffes die Arbeitssumme, die durch eine Reihe von Zuckungen bis zur Ermüdung aus dem Muskel gewonnen werden kann [1]).

3. Erstarrung der Muskeln. Die Erscheinung ist am genauesten am Koffeïn studiert und beruht auf einer direkten Einwirkung der Substanz auf die Muskeln, in die sie sehr leicht eindringt. Die Wirkung ist eine reversible, wie sich besonders gut an Kaulquappen zeigen läßt [2]). Daß auch andere Körper der Puringruppe eine (vermutlich reversible) Erstarrung hervorbringen, ergibt sich aus den Untersuchungen von Filehne [3]), Brunton und Cash [4]), Salomon [5]). Eine sehr große Zahl von Substanzen, die den Muskel starr machen, nachdem sie ihn vorher getötet haben, kann hier nicht Erwähnung finden. Im übrigen muß auf die pharmakolische Literatur verwiesen werden [6]).

B. Erregung durch chemische Mittel.

Die Untersuchungen Kühnes [7]) haben eine sehr große Zahl anorganischer und organischer Verbindungen kennen gelehrt, die in Berührung mit dem Muskel denselben erregen. Die Arbeiten Kühnes gingen von der damals viel erörterten Frage der unmittelbaren Reizbarkeit des Muskels aus und erbrachten den Beweis, daß für den Nerven erregende Stoffe es nicht auch für den Muskel zu sein brauchen. Ebenso beobachtete er Muskelerregung ohne Nervenerregung. In eine Diskussion der Beziehung zwischen chemischer Konstituion und Erregungswirkung ist er nicht eingetreten. Später zeigte E. Hering [8]), daß leitende Flüssigkeiten den verletzten Muskel allein schon dadurch erregen können, daß sie seinem Verletzungsstrom eine Nebenschließung eröffnen.

Neue Tatsachen wurden von Ringer [9]) und später von Locke [10]) beigebracht, indem sie zeigten, daß die Froschmuskeln in sogenannter indifferenter Lösung von 0,6 bis 0,7 Proz. Kochsalz sich keineswegs ruhig verhalten, vielmehr fibrilläre Zuckungen ausführen, daß ihre Erregbarkeit nach längerem Liegen in der Lösung erhöht ist, so daß Einzelreize höhere Zuckungen, Doppelzuckungen und Tetani auslösen und daß die Muskeln nach der Zuckung unvollständig erschlaffen. Diese Störungen konnten, wie schon oben S. 502 erwähnt, durch Zugabe kleiner Mengen eines löslichen Calciumsalzes gehoben werden. Ähnliche Beobachtungen hat auch Carslaw gemacht [11]). Die erregende Wirkung der $\frac{n}{10}$ Halogensalze des Natriums und anderer anorganischen und organischen Verbindungen, die Erregbarkeitssteigerung und die abnormen Zuckungsformen wurden neuerdings von Blumenthal [12]) und von Zenneck [13]) genauer untersucht. Von letzterem ist namentlich auch der Unterschied im Verhalten curaresierter und nicht curaresierter Muskeln beachtet worden.

---

[1]) Kobert, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 15, 22, 1881. Über eine ähnliche Wirkung kleiner Alkoholdosen s. Lee u. Salant, Amer. Journ. of Physiol. 8, 61, 1902. — [2]) Overton, Narkose 1901, S. 174. — [3]) Arch. f. Physiol. 1886, S. 72. — [4]) Proceed. of the Roy. Soc. London 42, 238, 1887; Journ. of Physiol. 9, 112, 1888. — [5]) Arch. f. Physiol. 1887, S. 582; Zeitschr. f. physiol. Chem. 13, 187, 1888. — [6]) Man vgl. auch H. Meyer, Ergebn. d. Physiol. 1 (2), 209, 1902. — [7]) Arch. f. Physiol. 1859, S. 213 u. 314; 1860, S. 315; fortgesetzt durch Kühne u. Jani, Heidelb. Unters. 4, 266, 1882. — [8]) Wiener Sitzungsber. 79 (3), 1879. — [9]) Journ. of Physiol. 7, 291, 1886; 8, 20, 1887. — [10]) Locke, Arch. f. d. ges. Physiol. 54, 501, 1893. — [11]) Arch. f. Physiol. 1887, S. 429. — [12]) Arch. f. d. ges. Physiol. 62, 513, 1896. — [13]) Ebenda 76, 21, 1899.

Die fibrillären oder spontanen Zuckungen des Muskels werden, wie Biedermann fand, noch deutlicher und andauernder, wenn man der Kochsalzlösung etwas sekundäres phosphorsaures Natron (Na_2HPO_4) und sekundäres kohlensaures Natron (Na_2CO_3) zusetzt [1]).

Unter dem Titel „Über Ionen, welche rhythmische Zuckungen der Skelettmuskeln hervorrufen", hat dann J. Loeb die Erscheinung der fibrillären Zuckungen weiter verfolgt [2]) und zu einer großen Zahl von Bearbeitungen dieses Themas Veranlassung gegeben. Ebenso mannigfaltig wie das durch dieselben herbeigeschaffte Material von Tatsachen sind die Erklärungsversuche. Nach der erwähnten Festschrift werden rhythmische Zuckungen ausgelöst durch Na, Li, Cl, Br, J, F und andere Ionen; sie werden verhindert durch K, Ca, Mg, Be, Ba, Sr, Co, Mn. HO- und H-Ionen beschleunigen katalytisch die Auslösung der Rhythmik. 1900 [3]) wird die rhythmische Tätigkeit abhängig gemacht von dem richtigen Verhältnis zwischen der Zahl der Na- und Ca-Ionen. Das Verhältnis soll verschieden sein für myogene und neurogene Zuckungen. Reine Kochsalzlösung soll giftig sein, weil K und Ca aus dem Eiweiß dissoziieren [4]). Gibt man die beiden Ionen hinzu (Ringerlösung), so wird die Dissoziation verhindert. Zunahme der Na-Ionen im Protoplasma begünstigt zunächst die rhythmischen Zuckungen, lähmt sie aber weiterhin. Dieser Lähmung wirken K und Ca entgegen. Letztere können die Rhythmik nicht anregen, wie aus Versuchen mit Nichtelektrolyten bzw. mit Li Cl-Lösungen unter Zusatz von K und Ca gefolgert wird.

1901 [5]) werden zur Beurteilung der Ionenwirkungen neben der Muskelerregung die Unterhaltung der Herztätigkeit, die Entwickelung von Fischeiern und anderes herangezogen. Sie führen zu nachstehenden Schlüssen. Neben der spezifisch toxischen Wirkung, die den Anionen wie den Kationen unabhängig von ihrer Wertigkeit zukommt, muß eine von der Wertigkeit abhängige antitoxische Wirkung angenommen werden, die auf die Kationen beschränkt ist. Hierbei ergeben sich folgende „Gesetze": Die giftige Wirkung eines einwertigen Kations kann durch Zusatz minimaler Mengen eines zweiwertigen und vielleicht noch kleinerer Mengen eines dreiwertigen Kations abgeschwächt oder ganz beseitigt werden. Die giftigen Wirkungen zweiwertiger Kationen können durch eine kleine Menge eines anderen zweiwertigen Kations oder durch eine relativ große Menge eines einwertigen Kations aufgehoben werden usw. Die Wirkung des Kaliums bei Anwesenheit von Na und Ca wird mit der eines Zwischenkörpers verglichen. Lilie [6]), der die Wimper- und Muskelbewegung von Larven von Arenicola und Polygordius studierte, sucht die Giftigkeit des Kaliums zu erklären durch die Bildung einer schwer dissoziierbaren Eiweißverbindung. Nach Moore [7]) soll die lähmende Wirkung der reinen Kochsalzlösung durch Na_2SO_4 ebenso aufgehoben werden wie durch $CaCl_2$.

Im Jahre 1901 [8]) berichtet dann Loeb über eine durch Elektrolyte bedingte Erscheinung, die er vorläufig als *Contact irritability* oder *Contact reaction* bezeichnet und in der er eine neue Form der Muskelerregbarkeit erblickt. Sie besteht darin, daß der durch ein Gewicht gespannte Muskel ruhig bleibt, solange er in die fragliche Lösung eingetaucht bleibt, dagegen unruhig wird, sobald die Lösung entfernt wird. Die wirksamen Stoffe sind sechs Natriumsalze, deren Anionen (mit einer Ausnahme) kalkfällend wirken. Auch bei der Überführung des Muskels aus Glycerin- und Zucker-(Rohrzucker?)lösungen (von welcher Stärke wird nicht angegeben) in Luft soll die Erscheinung zu beobachten sein.

Nun sind die genannten ($^1/_8$ bis $^1/_{10}$ normalen, also im Vergleich zum Froschblut etwas hypertonischen) Salzlösungen sämtlich calciumfrei und müssen schon deshalb fibrilläre Zuckungen erregen. Die meisten reagieren außerdem schwach

---

[1]) Wiener Sitzungsber. 82 (3), 257, 1880; man vgl. auch Kühne, Untersuchungen Heidelberg 3, 16, 1880 u. Åkerlund, Arch. f. Physiol. 1891, S. 279. — [2]) Festschrift für A. Fick, Braunschweig 1899, S. 99. — [3]) Amer. Journ. of Physiol. 3, 383. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 80, 229, 1900. — [5]) Ebenda 88, 68. — [6]) Amer. Journ. of Physiol. 7, 25, 1902. — [7]) Ebenda 7, 315, 1902. — [8]) Ebenda 5, 362.

alkalisch, wodurch der Erfolg verstärkt wird. Bei Entfernung der Lösung fällt die Reibung und der Auftrieb des Muskels in derselben fort, so daß (bei der gewählten Anordnung) ein Teil des spannenden Gewichtes durch die Schwere des Muskels äquilibriert und die Übertragung der wenig kräftigen fibrillären Zuckungen auf den Schreibhebel begünstigt werden muß. Einige der Salze sind für den Muskel starke Gifte; die Abgleichung der entstehenden Verletzungsströme ist innerhalb und außerhalb der Lösung eine ganz verschiedene, ebenso die Diffusionsbedingungen, welche für die Einwirkung der gelösten Stoffe nicht nur auf die Muskelfasern, sondern namentlich auch auf die Nervenenden von großer Bedeutung sind. Keiner dieser naheliegenden Einwürfe ist berücksichtigt.

Aus weiteren Versuchen an Muskeln [1]) wird dann geschlossen, daß die giftigen Wirkungen der Salze mit einwertigem Kation (z. B. des Na Cl) auf Rechnung der negativen Ladung des Anions zu setzen sei, und „daß eine kleine Menge des Salzes eines zweiwertigen Metalls, infolge seiner positiven Ladung, antitoxisch wirkt", S. 430.

Noch unbestimmter und hypothetischer sind die Ausführungen in der Abhandlung von Loeb und Gies [2]). Es heißt dort: „Die Ursachen („Reize") für die rhythmischen Kontraktionen sowohl, wie für die Zellteilungs- und Entwickelungsvorgänge sind nicht die Ionen, sondern bestimmte chemische (katalytische) Vorgänge, und zwar, da für die Herztätigkeit sowohl, wie für die Zellteilung genügende Sauerstoffzufuhr ausnahmslos unerläßliche Bedingung ist, anscheinend Oxydationsvorgänge. Die Beteiligung der Ionen dürfte sich möglicherweise darauf beschränken, daß dieselben die physikalischen Zustände der lebendigen Substanz in einer für die Ausführung der nötigen Bewegungen günstigen (oder ungünstigen) Weise beeinflussen."

Nicht geringeren Bedenken unterliegen die tatsächlichen Angaben. Da nicht beachtet ist, daß die giftige, genauer abtötende Wirkung auf den Muskel nur einem Teil der Kaliumsalze eigentümlich ist, so muß die Angabe, daß das Kaliumion giftig sei, als unrichtig bezeichnet werden. Das gleiche gilt von der angeblichen Giftigkeit des Rb- und Cs-Ions. Überhaupt kann bei der bekannten Unschädlichkeit der Kaliumsalze für Pflanzenzellen, Flimmerzellen, Spermatozoën usw. von einer Giftigkeit des Kaliums für Protoplasma schlechtweg nicht gesprochen werden. Der angebliche Antagonismus zwischen ein- und zweiwertigen Kationen beschränkt sich im wesentlichen auf Kalium und Rubidium auf der einen und Calcium und Strontium auf der anderen Seite. Er gilt nicht für Baryum und Magnesium, wie dies oben auf Grund der Arbeiten Overtons ausgeführt worden ist.

Die Angaben und Vorstellungen Loebs haben vielfach Widerspruch erfahren, namentlich durch Howell [3]), so weit sie sich auf das Herz beziehen, durch Mathews [4]), Günther [5]) u. a. bezüglich ihrer Anwendung auf den Muskel. Nach Mathews wirken die Atome (!) durch ihre elektrische Ladung. Die positiv und negativ geladenen haben entgegengesetzte Wirkung. Alle Ionen von gleichartiger Ladung wirken gleich, nur dem Grade nach verschieden usw. Für Günther sind die durch Erregung bedingte Verkürzung des lebensfähigen, osmotisch normalen Muskels und die auf veränderter Quellung beruhende des abgestorbenen gleichartige Prozesse. Ihr verschiedener zeitlicher Verlauf wird der Anwesenheit zweier kontraktiler Substanzen zugeschrieben. Übrigens ist auch J. Loeb zu ganz unmöglichen Vorstellungen über die Vorgänge im lebenden Muskel dadurch geführt worden, daß er die veränderte Durchlässigkeit des abgetöteten Muskels nicht beachtet hat [6]).

Versucht man die wenigen gesicherten Erfahrungen über chemische Erregung zusammenzustellen, so beschränken sie sich auf folgende Sätze:

1. Es gibt eine Erregung durch einfache Wasserentziehung. Mathews [7]) erschließt diesen Satz aus der Beobachtung, daß alle von ihm geprüften Salze der Alkalien und alkalischen Erden sowie Zinksulfat den Muskel erregen,

---

[1]) Amer. Journ. of Physiol. **6**, 411, 1902. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **93**, 246, 1903. — [3]) Amer. Journ. of Physiol. **6**, 181, 1901. — [4]) Ebenda **11**, 455, 1904; **12**, 419, 1905. — [5]) Ebenda **14**, 73, 1905. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **71**, 457, 1898. — [7]) Amer. Journ. of Physiol. **11**, 471, 1904.

wenn sie in genügend hoher Konzentration ($^1/_3$ bis $^1/_5$ normal) einwirken. Einwandfreier ist der Nachweis durch Overton in der Art geführt worden, daß er zeigte, daß Froschmuskeln nicht nur in 0,9 Proz. Kochsalz spontan zucken und in wenigen Stunden absterben, sondern daß das gleiche auch in einer Lösung geschieht, die 0,6 Proz. NaCl + 3 Proz. Rohrzucker enthält [1]). Bemerkenswert ist, daß die Erregung und das rasche Absterben unter den obigen Bedingungen unterbleibt, wenn etwas Calcium zugesetzt wird. Bei der Erregung durch Wasserentziehung mittels Kochsalz 0,9 Proz. oder 0,6 Proz. NaCl + 3 Proz. Rohrzucker ist ein Eintritt von Substanzen in den Muskel nicht nachweisbar. Die Erregung ist wahrscheinlich eine Funktion der Schnelligkeit der Wasserentziehung.

2. In Anelektrolyten treten Erregungen nicht oder nur vorübergehend auf. Dringen sie in den Muskel nicht ein, so wird durch den Diffusionsaustausch die Konzentration des Natriums in der Zwischenflüssigkeit unter die zur Erregung nötige Schwelle herabgedrückt [2]). Dringen sie ein, so erfolgt Narkose oder Tötung.

3. In wässerigen, dem Blute isotonischen Lösungen von Elektrolyten mit oder ohne Zugabe von Anelektrolyten, treten im allgemeinen Erregungen auf (namentlich in den ersten Minuten der Einwirkung), sofern nicht Herabsetzung der Erregbarkeit bzw. Tötung erfolgt. Nur bei Zusammensetzung der Lösung aus NaCl, KCl und $CaCl_2$ in den von Ringer und Locke näher angegebenen Verhältnissen bleibt der Muskel erregungsfrei und gut erregbar. Erregungsfrei, weil gelähmt, bleibt ferner der Muskel in isotonischen Lösungen vieler Kaliumsalze (die tötenden Halogensalze und das Nitrat ausgenommen). Die meisten dieser Verbindungen treten nicht nachweislich in die lebenden Muskelfasern ein.

4. Die den Muskel erregenden Lösungen von Elektrolyten verkürzen auch dessen Lebensdauer, indem sie ihn allmählich seiner osmotischen Eigenschaften berauben. Man wird daher dazu geführt, die erregende Wirkung dieser Stoffe zu beziehen auf eine Schädigung der oberflächlichsten Schicht (Plasmahaut) des Protoplasmas, von der die osmotischen Eigenschaften der Zelle abhängen. In diesem Sinne spricht auch die schützende Wirkung des $CaCl_2$, das ebenfalls nicht merklich in die Muskelfasern eindringt. Die Erregung tritt vermutlich dann auf, wenn die Schädigung der Plasmahaut so weit gediehen ist, daß ein Austausch der Elektrolyte innerhalb und außerhalb der Muskelfasern stattfinden kann. Auch die Erregung durch Wasserentziehung kann in dieser Weise gedeutet werden, denn sie verkürzt die Lebensdauer der Muskeln, und zwar um so mehr und unter um so stärkerer Erregung, je rascher dies geschieht [3]). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß Erregung durch chemische Stoffe nur dann stattfindet, wenn sie zur Entstehung eines Verletzungsstromes Veranlassung geben (s. unten).

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 92, 151—154, 1902. — [2]) Overton, Arch. f. d. ges. Physiol. 92, 346, 1902. — [3]) Derselbe, ebenda 92, 156, 1902.

VI. Mechanische und elektrische Erregung der Muskeln.

A. Mechanische Erregung.

Die Methoden zur mechanischen Erregung der Muskeln sind noch wenig ausgebildet. Die ältere Literatur findet sich in Hermanns Handbuch **1**, 47 und 101 und Biedermann, Elektrophysiologie, S. 129 ff. Milrad[1]) hat durch das Abschnellen einer gespannten Feder, Rösner[2]) durch einen Fallhammer dem Muskel Stöße erteilt, deren lebendige Kraft nach Rösner für menschliche Muskeln mindestens 200 gcm betragen muß. Dieser Schwellenwert ist 100 mal größer als der von Tigerstedt für den Froschnerv ermittelte. Über die Größe der deformierten Fläche werden keine Angaben gemacht.

Folgende Wirkungen des Schlages sind beobachtet:

1. Zuckung der getroffenen Bündel.

2. Dauerkontraktion (idiomuskulärer Wulst), auf die geschlagene Stelle beschränkt und erst nach einer Reihe von Sekunden schwindend.

3. Kontraktionswellen, die von der geschlagenen Stelle unter deutlichem Dekrement nach den Muskelenden laufen, mit einer Geschwindigkeit von schätzungsweise 30 bis 50 cm/sec. Sie treten nur nach sehr starken Schlägen und an leicht erregbaren Muskeln auf.

4. Fibrilläre Zuckungen (durch Erregung von Nerven?)[3]).

Die roten Muskeln sind mechanisch leichter zu erregen als die weißen[4]). Zur Erzielung der Dauerkontraktion genügen an ermüdeten oder sonstwie gechädigten Muskeln schwächere Schläge als an frischen[5]). Sie ist daher an absterbenden Muskeln besonders leicht zu erhalten.

Für den unter 3. aufgezählten Reizerfolg hat Hermann[6]) einige weitere Bedingungen namhaft gemacht und namentlich auf die Ähnlichkeit der Erscheinung mit dem galvanischen Wogen (s. unten) hingewiesen. Rollett hat an Insektenmuskeln ähnliche Vorgänge genauer verfolgt und die außerordentlich langsame Fortpflanzung dieser Kontraktionswellen (im Mittel 0,2 mm/sec) hervorgehoben[7]). Biedermann erörtert daher die Annahme zweier Arten von Kontraktionswellen in den Muskeln, von welchen die langsamen auf das Sarkoplasma, die raschen auf die Fibrillen zu beziehen wären[8]), eine Hypothese, die später auf Grund anderer Erscheinungen von Bottazzi aufgenommen worden ist[9]). Ansprechender erscheint die oben erwähnte Auffassung Hermanns, für welche auch der Umstand spricht, daß die langsamen Wellen nur an schwach gespannten Fasern auftreten.

Die mechanische Erregung des Muskels beruht voraussichtlich auf einer lokalen Schädigung mit vorübergehendem Verlust der osmotischen Eigenschaften, Diffusion der Elektrolyte, Auftreten eines Verletzungsstromes usw. Die größere Erregbarkeit bereits geschädigter Muskeln ist daraus verständlich. Es ist ferner bekannt, daß der Muskel auch durch sehr starke Reckungen (Zerreißen von Fasern) erregt werden kann.

---

[1]) Arch. f. experim. Pathol. **20**, 217, 1886. — [2]) Arch. f. ges. Physiol. **81**, 123, 1900. — [3]) Milrad, a. a. O. S. 233. — [4]) Rösner, a. a. O. S. 126. — [5]) Milrad, a. a. O. S. 225. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **45**, 604, 1889. — [7]) Biol. Zentralbl. **11**, 180, 1891; Arch. f. d. ges. Physiol. **52**, 201, 1892. — [8]) Elektrophysiol. S. 137. — [9]) Journ. of Physiol. **21**, 1, 1897; Arch. f. Physiol. 1901, S. 377.

B. Elektrische Erregung der Muskeln.

Die Möglichkeit, die zugeleiteten Ströme aufs feinste abzustufen und sie zeitlich scharf zu begrenzen, läßt verstehen, daß die elektrische Reizung in allen Fällen, in denen sie nicht durch die Fragestellung ausgeschlossen ist, der chemischen und mechanischen vorgezogen wird.

Das Eintreten bzw. die Größe des Erfolges wird gewöhnlich als Funktion der Intensität des Stromes angegeben unter der Voraussetzung, daß dieselbe für die ganze Dauer der Schlußzeit konstant bleibt. Zweckmäßiger, weil allein maßgebend, wäre es, die Stromdichte anzugeben, worunter der Quotient aus dem Querschnitt des Leiters in die Stromintensität verstanden wird [1]). Bei Leitern von so großem Widerstande, daß die übrigen des Kreises dagegen verschwinden, hängt die Dichte nur von der Länge, nicht von dem Querschnitt ab [2]).

Daß auch kurzdauernde Ströme erregen können, wenn ihr Intensitätsmaximum (bzw. die Steilheit ihres Ansteigens) groß genug ist, lehren die Erfahrungen mit Induktionsströmen. Eine genauere Untersuchung des Reizerfolges in seiner Abhängigkeit von dem zeitlichen Verlauf des Stromes, wie sie für den Nerven wiederholt ausgeführt worden ist [3]), steht für den quergestreiften Muskel noch aus. Doch kann nach den vorliegenden Erfahrungen nicht zweifelhaft sein, daß durch Ströme von unveränderlicher Intensität Erregungen bewirkt werden können.

Von den Wirkungen, die der elektrische Strom im Muskel hervorbringt, sind am besten bekannt die Erregungsvorgänge, die Veränderungen seiner Erregbarkeit und die durch Polarisation bedingte Erhöhung des galvanischen Widerstandes.

Erregung und Erregbarkeitsänderungen.

Die Einrichtungen zur Abstufung und Zuleitung der Ströme sowie die dabei zu beachtenden Vorsichtsmaßregeln müssen als bekannt vorausgesetzt werden. Bezüglich der Methodik sei auf die Schriften von E. du Bois-Reymond verwiesen, ferner auf Hermann, Handb. d. Physiol. **1** (1879); Physiol. Praktikum, Leipzig 1898; Biedermann, Elektrophysiol. **1** (1895) und auf die weiterhin angeführten Abhandlungen.

Neben Stromlosigkeit und Unpolarisierbarkeit der Elektroden (im praktischen Sinne) ist auch eine solche Form derselben erforderlich, daß durch sie der Muskel in seinen Bewegungen nicht gehindert wird. Ohne Aufschreibung der Längenänderungen des Muskels sind sichere Aussagen über den Reizerfolg nicht möglich. Um die Erregung der Nervenenden im Muskel auszuschließen, ist der Muskel zu curaresieren.

Die Reizungsergebnisse gestalten sich am übersichtlichsten, wenn konstante Ströme zur Anwendung kommen, die man von einem Rheochord durch eine Zweigleitung an den Muskel führt. Man unterscheidet dreierlei Erfolge: Zuckung, Tetanus und Dauerverkürzung, die einzeln oder kombiniert in Erscheinung treten. Von den schwächsten überhaupt wirksamen Strömen wird angegeben, daß sie nur Zuckungen veranlassen. Sie treten bei der Schließung des Stromes auf und heißen demgemäß Schließungszuckungen. Tigerstedt,

---

[1]) du Bois-Reymond, Unters. üb. tier. Elektr. **1**, 251 ff., Berlin 1848. — [2]) Hermann, Physiol. Praktikum, Leipzig 1898, S. 31. — [3]) Man vgl. bes. v. Kries, Arch. f. Physiol. 1884, S. 337.

der solche „Zuckungen“ auf einer rasch gehenden Trommel verzeichnete, und sie mit induzierten Zuckungen verglich, fand erstere fast ohne Ausnahme von längerer Dauer und sehr wechselnd nach Höhe und Form. Er spricht sie daher als kurze Tetani an. Noch sicherer erhellt die tetanische Natur der Schließungserregung aus den Versuchen von S. Garten[1]), über die unten noch weiteres zu sagen sein wird. Garten führte die erregenden Ströme durch das obere Ende des Sartorius und leitete von dem unteren Ende zum Elektrometer ab, außerdem wurde noch die mechanische Spannungsänderung des Muskels isometrisch verzeichnet. Er fand, allerdings bei Anwendung stärkerer Ströme, regelmäßige Oszillationen der Potentialdifferenz zwischen den Ableitungsstellen von 0,007 bis 0,008 Sek. Dauer, die in der Spannungskurve des Muskels nicht zum Ausdruck kamen.

Die diskontinuierliche Natur der Erregung tritt sehr häufig auch in dem mechanischen Verhalten des Muskels zutage. Hering teilte im Jahre 1879 mit[2]), daß curaresierte Sartorien sowohl bei dauernder Nebenschließung ihres Verletzungsstromes, wie bei künstlicher Zuleitung sehr schwacher konstanter Ströme in der Regel in länger dauernde Unruhe geraten, die bald in Gestalt fibrillären Wogens auftritt, bald als eine mehr oder weniger rhythmische Tätigkeit. Unter Verwendung von Muskeln, deren Erregbarkeit durch 2 proz. Sodalösung örtlich vergrößert war bzw. unter Benutzung starker Ströme, ist es dann Biedermann gelungen, die bald tetanischen, bald rhythmischen Verkürzungen des Sartorius aufzuzeichnen[3]). Die Kurven haben in ihrem Anfangsstück die Gestalt eines unregelmäßigen Tetanus, der sich aber nach wenigen Sekunden in eine Reihe von Stößen auflöst, die in Abständen von 0,5 bis 1 Sek. aufeinander folgen. Diese Stöße nehmen dabei, wie überhaupt die Verkürzung des Muskels, an Größe meist rasch ab, doch hat Biedermann auch Fälle beobachtet[4]), in denen sie zunächst zunehmen und sich dann erst bis zur Unmerklichkeit verkleinern. Ob es sich hierbei um eine für die Wirkung auf den Schreibhebel vorteilhafte zeitliche Zusammenordnung der Erregungsstöße in den einzelnen Muskelfasern handelt oder um eine wirkliche Steigerung des Erregungsvorganges, muß dahingestellt bleiben. Auf jeden Fall sind die mechanisch nachweisbaren Erregungsstöße von bedeutend längerer Periode als die im Elektrometer sichtbaren Oszillationen.

Wird ein Strom von gegebener Richtung und Stärke wiederholt durch den Muskel geschickt, so nehmen, in voller Übereinstimmung mit den Beobachtungen am markhaltigen Nerven, die tetanischen Erregungen nach Stärke und Dauer ab und der Reizerfolg nähert sich mehr und mehr einer einfachen Schließungszuckung[5]). Immerhin läßt sich auch unter solchen Versuchsbedingungen eine reine Zuckung niemals so sicher erhalten als mit dem Induktionsreiz, weshalb die Ermittelung der Abhängigkeit des Reizerfolges von der Stromstärke bei Anwendung konstanter Ströme viel schwieriger ist als die in einem früheren Kapitel beschriebene Feststellung für den Induktionsreiz.

Eine weitere, infolge elektrischer Durchströmung auftretende Veränderung des Muskels ist zuerst von W. Wundt beschrieben worden[6]). Sie besteht in einer

---

[1]) Abhandl. d. Ges. d. Wissensch. Leipzig **26**, 382, 1901. — [2]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. **79** (3), 10. — [3]) Ebenda **87** (3), 115, 1883. — [4]) A. a. O. S. 123. — [5]) Biedermann, a. a. O. S. 126. — [6]) Die Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858, S. 122.

über die ganze Dauer des Stromschlusses anhaltenden Verkürzung, die vollkommen stetig ist und keinerlei Perioden oder Unregelmäßigkeiten erkennen läßt. Der Verkürzungsbetrag ist im Vergleich mit Tetanus oder Zuckung gering, namentlich bei schwachen Strömen, läßt sich aber durch Anwendung stärkerer Ströme merklich vergrößern. Die als „Schließungsdauerkontraktion" bekannte Erscheinung wird, trotz der abweichenden Auffassung Wundts[1]) in der Regel als eine besondere Form der tetanischen Erregung betrachtet[2]). Die Annahme kann bezweifelt werden, solange die der Muskelerregung eigentümliche Änderung des Stoffwechsels und der Wärmebildung für diesen Fall nicht nachgewiesen ist. Gegen sie spricht der gänzlich verschiedene Verlauf dieser Verkürzung gegenüber den oben beschriebenen tetanischen, ihre Dauerhaftigkeit und Konstanz bei wiederholter Durchströmung, sowie ihr Fortbestehen am ermüdeten oder bis zur lokalen Unerregbarkeit vergifteten Muskel[3]). Endlich hat Saito gezeigt, daß die Dauerverkürzung auch an gelähmten Muskeln erzielt werden kann[4]). Gegen einen Erregungsvorgang spricht ferner die Erfahrung, daß die Dauerkontraktion auf die Gegend der Kathode beschränkt bleibt, und sich nicht wie andere Erregungen über die ganze Länge des Muskels ausbreitet. Eine Untersuchung, ob die Dauerverkürzung durch den konstanten Strom oszillierender oder stetiger Natur ist, liegt anscheinend nicht vor. Soweit Verkürzungskurven einen Schluß zulassen, dürfte letzteres der Fall sein.

Bei lange fortgesetzter Durchströmung verschwindet schließlich auch die Dauerverkürzung[5]). Es ist aber noch ungeklärt, ob darin eine durch die langdauernde Verkürzung bedingte „Ermüdung" zu erblicken ist oder eine durch den Strom unmittelbar bewirkte Schädigung oder Veränderung des Muskels, welche die fragliche Verkürzung verhindert. Lehnt man die Auffassung der Dauerverkürzung als Erregungsvorgang ab, so wird zu erwägen sein, ob nicht durch Produkte der primären oder sekundären Elektrolyse an den Austrittsstellen des Stromes ein veränderter Quellungszustand des Protoplasmas und damit eine Formänderung hervorgerufen werden kann.

Durch Öffnung eines konstanten Stromes sind Verkürzungen des Muskels im allgemeinen nicht so leicht zu erzielen als bei der Schließung; es bedarf dazu erheblich stärkerer Ströme. Vor allem ist aber die Dauer der vorgängigen Schließung von Belang, indem mit ihr auch der Öffnungserfolg wächst. Die Erfolge sind wieder von dreierlei Art, und zwar Zuckung, Tetanus und Dauerverkürzung. Auch hier ist, wie bei der Schließung, unter Tetanus ein oszillatorischer Vorgang verstanden. Die Öffnungstetani sind meist kurz und daher die Unterscheidung von Öffnungszuckungen unter Umständen schwierig. Sicherheit bietet dann der Vergleich der Öffnungserregung mit einer durch Induktionsreiz bewirkten Maximalzuckung. Rhythmische Öffnungstetani sind beobachtet[6]).

Die Öffnungsdauerverkürzung beschreibt Biedermann[7]) wie folgt: „Läßt man einen starken Strom so lange geschlossen, bis jede Spur der (Schließungs-) Dauerverkürzung verschwunden ist, so erreicht der Muskel nach Ablauf der Öffnungszuckung nicht sofort seine natürliche Länge, sondern bleibt dauernd verkürzt (Öffnungsdauerkontraktion); die Schließung des gleichgerichteten Stromes bewirkt in diesem Falle keine Verkürzung, sondern eine Verlängerung des Muskels . . . Bei gesunkener Erregbarkeit des Muskels bleibt, wie bei der Schließung, so auch bei der Öffnung, die Zuckung ganz aus, und nur die Dauerkontraktion markiert den Erfolg der Reizung."

---

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 549. — [2]) Man vgl. dagegen Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 516, 1895. — [3]) Biedermann, Sitzungsber. d. Wien. Akad. **79** (3), 10; **80** (3), 27, 1879 u. Kurve III d. Taf. — [4]) Zeitschr. f. Biol. **48**, 340, 1906. — [5]) Biedermann, Wiener Sitzungsber. **79** (3), 5, 1879. — [6]) Derselbe, ebenda **87** (3), 128, 1883. — [7]) Ebenda **79** (3), 6, 1879 u. Elektrophysiol. **1**, 160.

Durch Saito ist die Öffnungsdauerverkürzung auch am narkotisierten Muskel beobachtet worden [1]).

Die mittels des Rheonoms hergestellten „Zeitreize“ [2]) wirken im allgemeinen in derselben Weise wie konstante Ströme. Die hierbei auftretenden verlängerten Zuckungen (v. Kries) sind vielleicht als kurze Tetani aufzufassen.

Da Rheonomreize bisher nur am Nervmuskelpräparat angewendet wurden, muß bezüglich weiterer Eigentümlichkeiten sowie der Theorie der elektrischen Erregung überhaupt auf das Kapitel Nervenphysiologie verwiesen werden.

Im Gegensatz zu den konstanten Strömen bewirken die Induktionsströme, die als sehr kurze Stromstöße aufgefaßt werden können, in der Regel nur einfache Zuckungen, deren Höhe nach einer schon in einem früheren Abschnitt mitgeteilten Regel mit wachsender Stärke des Stromes zunimmt, bis die Höhe der Maximalzuckung erreicht ist. Die Frage, ob sehr starke Induktionsströme außer durch ihr Entstehen (Schließung) auch noch durch ihr Verschwinden (Öffnung) erregen können, so daß die erzielte Kurve eine „übermaximale“ Zuckung, richtiger einen aus zwei verschmolzenen Zuckungen bestehenden Tetanus darstellt (analog der bekannten übermaximalen Erregung des Nerven), ist noch unentschieden [3]). Länger dauernde Tetani, wie sie durch einen einzigen Induktionsschlag am vertrocknenden Muskel [4]) oder nach Vergiftung mit Glycerin [5]) beobachtet werden, sind als abnorme Reaktion zu betrachten.

Die vorstehende Schilderung der Reizerfolge ist ausreichend, solange lediglich die Längenänderung des ganzen Muskels berücksichtigt wird. Untersucht man das Verhalten einzelner Abschnitte eines durchströmten parallelfaserigen Muskels, wie dies zuerst Engelmann [6]), später in noch vollkommenerer Weise Hering und Biedermann, mit Hilfe des Doppelmyographen getan haben [7]), so treten neue Erscheinungen hervor, die das bisher entworfene Bild in wesentlichen Stücken ergänzen. Das zweckmäßigste Beobachtungsverfahren besteht darin, daß ein parallelfaseriger Muskel in der Mitte seiner Länge in schonender Weise festgehalten wird und die beiden Enden mit Schreibvorrichtungen verbunden werden (Hering, a. a. O.). Läßt man dann den Muskel der Länge nach von einem möglichst schwachen Strom durchsetzen, so zuckt bei der Schließung nur jene Muskelhälfte, durch die der Strom austritt (Kathode), bei der Öffnung die andere Hälfte (die Eintrittsstelle des Stromes, Anode). Bei Anwendung stärkerer Ströme breitet sich die Erregung wohl über den ganzen Muskel aus, tritt aber bei Schließung in der kathodischen, bei Öffnung in der anodischen Hälfte früher und stärker auf als in der anderen. Diese Gesetzmäßigkeiten sind besonders durch die sorgfältigen Untersuchungen Biedermanns [8]) sichergestellt, in dessen Ab-

---

[1]) Zeitschr. f. Biol. **48**, 340, 1906. — [2]) v. Fleischl, Wien. Sitzungsber., 3. Abt., **76** (1877) u. **82** (1880); v. Kries, Arch. f. Physiol. 1884, S. 337; Fuhr, Arch. f. d. ges. Physiol. **34**, 510, 1884 u. **38**, 313, 1886. — [3]) Man vgl. hierzu Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. **3**, 279, 1870 u. Regeczy, ebenda **43**, 533, 1888. — [4]) Biedermann, Sitzungsber. d. Wien. Akad. **97** (3), 146, 1888; Durig, Arch. f. d. ges. Physiol. **97**, 457, 1903. — [5]) Langendorff, Arch. f. Physiol. 1891, S. 480; Santesson, Skand. Arch. f. Physiol. **14**, 1, 1903. — [6]) A. a. O. S. 317. — [7]) Vgl. Hering, Sitzungsber. d. Wien. Akad. **79** (3), 22, 1879. — [8]) A. a. O.

handlung auch die ältere Literatur über den Gegenstand berücksichtigt ist. Der Beweis für den Satz, daß bei der Schließung nur die Kathode wirksam ist, läßt sich auch in der Art führen, daß man bei ruhender Kathode die Anode längs des Muskels verschiebt und für jede Lage die eben reizende Stromstärke bestimmt. Sie wird konstant gefunden [1]).

Wie die Formänderung bei der Erregung, folgt auch die Dauerverkürzung der angegebenen Regel, indem sie bei der Schließung an der Kathode, bei der Öffnung an der Anode auftritt, und, wie bereits erwähnt, ausschließlich auf diese Stellen beschränkt bleibt. Die rein polare Wirkung des elektrischen Stromes wird demnach durch die örtliche Begrenzung der Dauerverkürzungen in besonders deutlicher Weise zur Anschauung gebracht. Allerdings haben Engelmann [2]) und Biedermann [3]) eine scheinbare Ausnahme kennen gelehrt, die darin besteht, daß in dem einseitig geschädigten Muskel (die Schädigung erfolgt durch Anlegung eines Querschnittes, durch chemische Veränderung oder langdauernde Durchleitung starker elektrischer Ströme) ein admortal (d. h. gegen das geschädigte Ende) gerichteter starker Strom Erregung bzw. Dauerverkürzung hervorruft, die sich vorwiegend in der anodischen Hälfte bemerklich machen. Biedermann hat aber den Beweis erbracht, daß es sich in diesem Falle um die Ausbildung sekundärer Kathoden handelt, die immer auftreten müssen, wenn die Stromlinien, d. h. die Linien größten Potentialgefälles den Muskelfasern nicht genau parallel laufen. Sehr geeignet zur Demonstration der scheinbar anodischen Schließungsdauerverkürzung ist die monopolare Reizung des Muskels [4]).

Hierher gehört auch die sogenannte Entartungsreaktion des degenerierenden Muskels, die lange als eine Umkehr der Polwirkungen angesehen wurde. Wiener [5]) hat gezeigt, daß sie nur eine durch ungleiche Erregbarkeit bedingte Modifikation des unipolaren Reizerfolges darstellt.

Eine besondere Form der elektrischen Erregung ist das zuerst von Kühne beschriebene [6]), später namentlich von Hermann untersuchte galvanische Wogen. Es ist am besten zu beobachten, wenn ein parallelfaseriger Muskel, wie der Sartorius, bei mäßiger Spannung der Länge nach von Strömen durchsetzt wird, deren Intensität 0,15 Milliampere oder mehr beträgt. Es handelt sich um kurze Wülste nach Art der sogenannten idiomuskulären Kontraktion, die mit einer Geschwindigkeit von einigen Millimetern in der Sekunde über die Muskelfasern ablaufen, ausschließlich in der Richtung des positiven Stromes. Da diese Wülste sich ganz unregelmäßig über die einzelnen Fasern verteilen und sich nebeneinander fortbewegen, so entsteht jenes seitliche Pendeln und Wogen, von dem die Erscheinung den Namen erhalten hat. Wie Hermann zeigt, läßt sich das langsame Fortschreiten aus der Schädigung des Leitungsvermögens durch die sehr starken Ströme befriedigend erklären und die einsinnige Bewegungsrichtung aus der Überlegung, daß jeder Wulst zu sekundären Anoden hinter sich, zu sekundären Kathoden vor sich Veranlassung gibt [7]). Über ähnliche Erscheinungen bei mechanischer Reizung siehe oben S. 510.

Eine eigentümliche, rein physikalische Erscheinung in Gestalt einer Fortführung des Faserinhaltes aus dem (frischen oder toten) Muskel durch sehr starke Ströme in der Richtung gegen die Anode, ist von Hermann beschrieben worden [8]).

Sämtliche am quergestreiften Muskel beobachteten Reaktionen auf den elektrischen Strom entsprechen somit der Regel, daß der Strom nur dort, wo er aus den Fasern aus- bzw. in sie eintritt, seine Wirkungen entfaltet. Man

---

[1]) May, Journ. of Physiol. 26, 72, 1900. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 3, 319, 1870. — [3]) Ebenda 47, 243, 1890; Elektrophysiol. 1, 228. — [4]) Biedermann, Elektrophysiol. 1, 198, 230. — [5]) Deutsch. Arch. f. klin. Med. 60, 264, 1898. — [6]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860, S. 542. — [7]) Man vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. 39, 597, 1886; 45, 603, 1889; ferner Meirowsky, ebenda 73, 442, 1898. — [8]) Ebenda 67, 240, 1897; 70, 513, 1898; man vgl. auch G. Weiss, Compt. rend. de la Soc. de biol. 1898, p. 211.

unterscheidet diese stets in Vielheit vorhandenen Stellen nach Hering[1]) als physiologische Kathoden und Anoden von den gleichnamigen Elektroden im physikalischen Sinne. Der Unterschied zwischen physiologischer und physikalischer Kathode zeigt sich z. B. sehr anschaulich, wenn ein Strom geschlossen wird durch einen Muskel, der wie der gerade Bauchmuskel aus Abteilungen besteht, die durch Zwischensehnen der Länge nach aneinander gereiht sind. Hier besitzt jede Abteilung ihre eigene physiologische Kathode (und Anode) und die Wirkungen des Stromes sind dementsprechend.

Eine Bestätigung der Regel von den polaren Wirkungen des elektrischen Stromes liefern ferner alle jene Fälle, in denen der Erfolg sich von der Stromrichtung abhängig zeigt. Streng genommen trifft dies freilich für jeden Versuch zu, denn es gibt keinen Muskel, der bei Durchströmung in den beiden Längsrichtungen identische Erfolge aufweist. Indessen beanspruchen einige dieser Fälle ungleicher Reaktion besonderes Interesse, so daß sie hier erwähnt werden müssen.

1. Ungleiche Reaktion ist allein schon verursacht durch den Umstand, daß die beiden Enden eines Muskels, Ursprung und Ansatz, verschieden gebaut sind, speziell ungleichen Querschnitt haben. Dies bedingt eine größere Dichte des Stromes an dem kleineren Querschnitt und einen entsprechend verstärkten Erfolg.

2. Einseitig verletzte Muskeln sind relativ unempfindlich gegen die Schließung admortal und gegen die Öffnung abmortal gerichteter Ströme[2]). Noch reiner wird der Versuch, wenn man den Muskel in leitende Flüssigkeit versenkt, in der die Stromlinien unter sich und mit den Fasern parallel verlaufen, wodurch die Dichte des Stromes überall merklich gleich wird. Die admortale Schließung kann unter diesen Umständen selbst bei sehr starken Strömen wirkungslos bleiben[3]).

3. Durch lokale Lähmung des Muskels (mittels Kalisalzen, Äther, Alkohol u. dgl.) wird der Muskel für alle dort austretenden Ströme unerregbar oder schwer erregbar. Die Veränderung kann rückgängig gemacht werden. Wird eine Stelle des Muskels mit schwach alkalischen Lösungen oder mit Veratrin behandelt, so steigt deren Erregbarkeit[4]).

4. In ähnlicher Weise umstimmend wirken elektrische Ströme. Wird ein sehr schwacher konstanter Strom durch den Muskel geschickt und auf ihn ein gleichgerichteter Induktionsschlag aufgesetzt, so wirkt letzterer stärker als für sich allein, mit anderen Worten, die Kathode des konstanten Stromes steigert die Erregbarkeit des Muskels für den an der gleichen Stelle austretenden Zusatzstrom. Bei längerer Dauer der Durchströmung und namentlich bei Anwendung stärkerer Ströme, kehrt sich aber das Bild um, indem die Wirkung eines gleichgerichteten Induktionsstromes herabgesetzt oder aufgehoben wird[5]). Die Kathode starker Ströme wird schließlich auch leitungsunfähig für Erregungen, die an anderen Stellen des Muskels ausgelöst werden[6]).

---

[1]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. **79** (3), 4, 1879. — [2]) Biedermann, ebenda **80** (3), 1879. — [3]) Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. **26**, 116, 1880; man vgl. auch Hermann u. Giuffré, ebenda **21**, 462, 1880; Leicher, Unters. a. d. phys. Institut Halle 1888. — [4]) Biedermann, 4. Mitt. Sitzungsber. d. Wien. Akad. **80** (3), 1879; Locke u. Szymanowsky, Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 99, 1900. — [5]) Hermann, ebenda **30**, 1, 1882. — [6]) Biedermann, Elektrophysiol. **1**, 252.

Die Feststellung der Erregbarkeitsänderungen an der Anode eines polarisierenden mit Hilfe eines ihm entgegengerichteten Induktionsstromes stoßen auf eigentümliche methodische Schwierigkeiten [1]). Immerhin ist es sehr wahrscheinlich, „daß die Anspruchsfähigkeit der anodischen Faserstellen während der Polarisation herabgesetzt ist" [2]).

Eine weitere Wirkung der Anode besteht darin, daß sie eine bereits vorhandene Erregung schwächt oder unterdrückt. Biedermann hat diese Hemmungswirkung dadurch sichtbar gemacht, daß er einen mit Veratrin vergifteten Muskel im Doppelmyographion reizte und während der nun folgenden Dauerkontraktion einen konstanten Strom hindurchschickte. Die Folge war, daß der Muskel sich auf der Kathodenseite noch etwas mehr zusammenzog, auf der Anodenseite dagegen erschlaffte. Umgekehrte Reaktionen konnten günstigenfalls bei der Öffnung des Stromes erzielt werden [3]).

Nach der Öffnung schwacher und kurzdauernder polarisierender Ströme läßt sich weder an den kathodischen, noch an den anodischen Stellen eine veränderte Anspruchsfähigkeit nachweisen. Stärkere Ströme oder längere Zeit geschlossene hinterlassen aber eine Nachwirkung, die an der Kathode in einer Verminderung, an der Anode in einer Erhöhung der Erregbarkeit besteht [4]). Worin diese Umstimmungen bestehen, ist unbekannt. Biedermann bezieht die verminderte Erregbarkeit an der physiologischen Kathode des polarisierenden Stromes auf die „Ermüdung", welche infolge der Schließungsdauerverkürzung dort zurückbleibt. Man kann aber auch annehmen, daß es sich um eine direkte chemische Umstimmung durch den polarisierenden Strom handelt, die der während der Durchströmung auftretenden Dauerverkürzung an die Seite zu stellen wäre. Die Annahme einer örtlich begrenzten Ermüdung hat für einen Muskel, in dem sich die Erregungen über die ganze Länge der Fasern ausbreiten können, wenig ansprechendes.

Es verdient mit Rücksicht auf die andersartigen Verhältnisse bei dem Nerven der Erwähnung, daß die beschriebenen Änderungen der Erregbarkeit sich auf die Ein- und Austrittsstellen des polarisierenden Stromes (physiologische Anoden und Kathoden) beschränken und daß eine Ausbreitung über die ganze Faserlänge nicht statthat. Dies folgt aus der Erfahrung, daß die beschriebenen Modifikationen der Erregbarkeit sich nur beobachten lassen, wenn die Elektroden des polarisierenden Stromes zugleich die des prüfenden Stromes sind. Übrigens hat Biedermann durch besondere Versuche nachgewiesen, daß in der intrapolaren Strecke normale Erregbarkeit herrscht [5]).

5. Muskelabschnitte, die sich in Erregung befinden, reagieren schwer oder gar nicht auf dort austretende Ströme. Biedermann hat diese interessante Tatsache zuerst beobachtet an den idiomuskulären Wülsten, die sich an freipräparierten Muskeln zuweilen finden [6]). Später ist es Hermann [7]) durch starke Kühlung gelungen eine tetanisch erregte Stelle des Muskels für einige Zeit in einem Zustande zu halten, in dem sie auf die Schließung eines vorher wirksamen aussteigenden Stromes nicht mehr reagierte oder „polar versagte". Auch hier ist der Versuch, das Versagen aus der Ermüdung der idiomuskulär

---

[1]) Man vgl. Biedermann, ebenda 1, 246. — [2]) Ebenda S. 248. — [3]) Derselbe, 18. Mitteil. Sitzungsber. d. Wien. Akad. 92 (3), 142, 1885. — [4]) Derselbe, 4. Mitteil. u. Elektrophysiol. 1, 191, 248. — [5]) Ebenda 1, 236 ff. — [6]) 4. Mitteil. 1879, S. 38. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 593, 1889.

kontrahierten Stelle zu erklären, wenig befriedigend. Hermann knüpft an seine Beobachtung, deren Wichtigkeit er hervorhebt, eine eingehende Erörterung der Frage, warum die Polarisation, auf der die polaren Wirkungen des Stromes beruhen müssen, nicht, oder in nicht genügendem Maße stattfindet an der Grenze zwischen lebendem und totem Protoplasma, auch nicht zwischen lebendem erregbaren und lebendem unerregbaren (narkotisierten, wasserstarren, ermüdeten) Protoplasma. Er spricht die Vermutung aus, daß für die Erregung maßgebend sei die Steilheit der Polarisation nicht nur nach der Zeit, sondern auch nach dem Raume[1]).

Eine zweite von Hermann angedeutete, aber als weniger wahrscheinlich bezeichnete Erklärung lautet dahin, daß Polarisation nur stattfindet an der Grenze zwischen lebendem Protoplasma und dessen Umhüllung. Es würde demnach von der Beschaffenheit der Oberfläche des lebenden Protoplasmas abhängen, ob Polarisation in für die Erregung genügendem Maße stattfinden kann.

Nun ist kaum zu bezweifeln, daß an verletzten Stellen die osmotischen Eigenschaften des Muskelprotoplasmas zwar nicht verloren gehen, aber doch soweit geschädigt sind, daß ein teilweiser Austausch seiner anorganischen Bestandteile mit denen der Zwischenflüssigkeit stattfinden kann. Ferner drängt neben der Tatsache des Aktionsstromes die eigentümliche Bedeutung der Natriumionen für den Erregungszustand des Muskels und die lähmende Wirkung der Kaliumsalze zu der Vermutung, daß auch im erregten Muskel und nur für die Dauer des Erregungszustandes die oberflächliche Plasmahaut eine Veränderung erleidet, derart, daß ein gewisser Austausch anorganischer Bestandteile möglich wird. Es liegt daher nahe, die Veränderung der Plasmahaut und der osmotischen Eigenschaften mit der verminderten Polarisierbarkeit in Beziehung zu setzen und auf diese Weise die fehlende oder gesunkene Erregbarkeit zu erklären.

6. Eine merkwürdige, noch nicht verständliche Ungleichheit in der Erregbarkeit eines Muskels besteht je nach dem Winkel, in dem er von dem Strom durchsetzt wird. Die günstigste Richtung ist die longitudinale, die ungünstigste die transversale. Eine quere Durchströmung aller Fasern eines Muskels ist in geometrischer Strenge selbst bei Anwendung der Trogmethode und gut ausgestrecktem Muskel nicht zu erreichen, so daß das Verhältnis $\frac{\text{longitudinale Schwelle}}{\text{transversale Schwelle}}$ immer zu groß ausfällt. Gelänge es, den Muskel in rein querer Richtung zu durchströmen, so würde man ihn vielleicht für alle Stromstärken unerregbar finden. Jedenfalls ergeben die Versuche zuweilen sehr große Verschiedenheiten der beiden Schwellenwerte. Hermann und Giuffrè[2]) fanden als kleinstes Verhältnis $\frac{1}{74}$ unter Versuchsbedingungen, durch welche die Verschiedenheit zwischen Längs- und Querwiderstand ausgeschaltet war. Auch Leicher konnte den querdurchströmten Muskel nur schwer oder gar nicht erregen[3]). Es gewinnt somit den Anschein, als ob innerhalb eines Faserquerschnittes die entgegengesetzten polarisatorischen und Erregbarkeitszustände nicht gleichzeitig stattfinden könnten.

---

[1]) A. a. O. S. 602. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 21, 470, 1880. — [3]) Untersuch. a. d. physiol. Inst. Halle 1 (1888).

An dieser Stelle seien auch einige Beobachtungen erwähnt, die über ungleiche Erregbarkeit der quergestreiften Muskeln eines Individuums zu berichten wissen. Ritter hatte seinerzeit angegeben, daß bei Reizung des Ischiadicus des Frosches die Beuger leichter ansprechen als die Strecker. Rollett hat den Versuch mit besseren Methoden wiederholt, das Ergebnis bestätigt, und gegen verschiedene Einwände sichergestellt[1]). 1883 teilte Grützner mit, daß die verschiedene Anspruchsfähigkeit auch bei direkter Muskelreizung bestehen bleibt und setzte die Erscheinung in Beziehung zu der Zusammensetzung der Muskeln aus zwei Faserarten, dünnen, körnchenreichen, trüben und dicken, hellen Fasern. Diesen anatomischen Unterschieden entsprechen auch funktionelle, wie zuerst von Ranvier[2]) und weiter von Kronecker und Stirling[3]) für die weißen und roten Muskeln des Kaninchens nachgewiesen worden ist, und zwar sind die dünnfaserigen Muskeln (Beuger) die flinkeren und rascher ermüdenden. Unter Grützners Leitung haben dann Bonhöffer[4]), Schott[5]) und Osswald[6]) die Erscheinungen weiter verfolgt und die ungleiche Empfindlichkeit des Nervmuskelapparates gegen verschiedene elektrische und chemische Reize nachgewiesen. Es zeigte sich ferner, daß in allen untersuchten Kaltblütermuskeln *(Rana temporaria, R. esculenta* und *Bufo vulgaris)* die beiden Faserarten gemischt vorkommen, doch in verschiedenem Mengenverhältnis. Endlich hat Rösner[7]) auch das Verhalten der Kaninchenmuskeln genauer untersucht und deutliche Unterschiede in der elektrischen und chemischen Erregbarkeit ihrer Nerven, aber keine nennenswerte Unterschiede bei direkter elektrischer Reizung der Muskeln finden können. Gegen mechanische Reize sind dagegen die roten Muskeln viel empfindlicher als die weißen.

In bezug auf die höchst eigentümlichen, teils erregenden, teils hemmenden Wirkungen, die der elektrische Strom je nach seiner Stärke an den Nerven und Muskeln der Krebsschere hervorbringt, muß auf die eingehenden Untersuchungen von Richet[8]), Biedermann[9]) und Piotrowski[10]) verwiesen werden.

Eine Reihe von Angaben über ungleiche Erregbarkeit der Fasern zusammengesetzter Nerven kann hier nicht berücksichtigt werden.

Über die Veränderung der elektrischen Erregbarkeit von Froschmuskeln nach dem Ausschneiden hat Nikolaïdes Beobachtungen veröffentlicht[11]).

C. Der galvanische Widerstand der Muskeln und seine Erhöhung durch die Polarisation.

Die Muskeln haben, wie alle feuchten Leiter, einen erheblich größeren Widerstand als die Metalle, außerdem aber die Eigentümlichkeit, daß der Widerstand abhängig ist von der Richtung der Durchströmung. Hermann[12]) fand den Widerstand der Muskeln bei Längsdurchströmung (von Querschnitt zu Querschnitt) $2 \cdot 10^6$ mal so groß als den des Quecksilbers, den Querwiderstand aber etwa neunmal größer[13]). Diese Unterschiede gelten aber nur für den lebenden Muskel. Am toten Muskel sinkt der Querwiderstand auf den Wert des Längswiderstandes herab (Hermann, a. a. O.). Auf dieser Ausgleichung beruht die totale Widerstandsverminderung beim Absterben des Muskels, die Kodis beobachtet hat[14]). Mit Wechselströmen fanden Alt und Schmidt[15]) den spezifischen Widerstand des Muskels gleich dem des Blutes und ungefähr sechsmal so groß wie den der Nerven.

---

[1]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. (3), **70**, 7; **71**, 33; **72**, 349, 1874 bis 1876. — [2]) Arch. de physiol. norm. et pathol. **6**, 5, 1874. — [3]) Arch. f. Physiol. 1878, S. 1. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **47**, 125, 1890. — [5]) Ebenda **48**, 354, 1891. — [6]) Ebenda **50**, 215, 1891. — [7]) Ebenda **81**, 105, 1900. — [8]) Arch. de physiol. norm. et pathol. 1879, p. 262 u. 522. — [9]) 20. u. 21. Mitt. Sitzungsber. d. Wien. Akad. **95** (3), 7, 1887; **97**, 49, 1888. — [10]) Zentralbl. f. Physiol. **6**, 597, 1892; Journ. of Physiol. **14**, 163, 1893. — [11]) Arch. f. Physiol. 1896, Suppl., S. 27. — [12]) Arch. f. d. ges. Physiol. **5**, 223, 1871; ebenda **39**, 490, 1886. — [13]) Man vgl. auch Chapmann u. Brubacker, Proceed. Acad. nat. scienc. Philadelphia 1888. — [14]) Amer. Journ. of Physiol. **5**, 267, 1901. — [15]) Arch. f. d. ges. Physiol. **53**, 575, 1893.

Mit steigender Temperatur nimmt der Widerstand erst rascher, dann langsamer ab [1]. Nach Galeotti vermindert sich der Widerstand bei 28°, nimmt von da bis 46° wieder zu, um oberhalb sehr rasch zu sinken [2]. Bei 24° fand Galeotti den Widerstand von „quergeschnittenen" Hundemuskeln etwa halb so groß wie eine $^1/_{10}$ normale KCl-Lösung, den der „längsgeschnittenen" etwa $1^1/_2$ mal größer als die genannte Vergleichslösung. Der durch längeres Tetanisieren ermüdete Muskel hat einen deutlich erhöhten Widerstand, der aber bei der Erholung auf den Normalwert zurückkehrt. Mit demselben Verfahren fand G. N. Stewart [3] den Leitungswiderstand des zerkleinerten Muskels seinem Salzgehalt entsprechend.

Wird ein konstanter Strom dem unversehrten Muskel zugeleitet, so kommt zu dem Widerstande, der ihm als feuchtem Leiter eigentümlich ist, noch der durch die Polarisation bedingte Übergangswiderstand hinzu, und zwar handelt es sich, falls die Zuleitung durch unpolarisierbare Elektroden geschieht, um sogenannte innere Polarisation [4]. Sie kommt allen porösen, mit leitender Flüssigkeit getränkten Körpern zu, ebenso aber auch Gemengen von festen und flüssigen Substanzen, vorausgesetzt, daß zwischen dem Leitungsvermögen der beiden Substanzen ein geeignetes Verhältnis besteht. Der Übergangswiderstand dieser Kombinationen ist bedingt durch das Auftreten von Produkten der Elektrolyse, die sich überall dort ansammeln müssen, wo der Strom durch Grenzflächen zwischen festen und flüssigen Teilen hindurchtritt. Der polarisierende Strom führt Konzentrationsänderungen herbei, die eine elektromotorische Gegenkraft repräsentieren und sich in einem dem polarisierenden entgegengerichteten Strom, dem Polarisationsstrom, ausgleichen. Die Entwickelung der inneren Polarisation geschieht sehr rasch und der polarisierende Strom kann durch den Polarisationsstrom in erheblichem Grade geschwächt werden. Wird der polarisierende Strom unterbrochen und der Polarisationsstrom durch ein Galvanometer geschlossen, so erhält man deutliche Ausschläge, die aber außerordentlich rasch zurückgehen.

Durch die genannten Eigenschaften unterscheidet sich die innere Polarisation des Muskels (und anderer derartig wirkender Körper) von den Polarisationserscheinungen, wie sie an der Grenze zweier Elektrolyte auftreten. Von letzteren gibt bereits du Bois-Reymond, der Entdecker derselben, an, daß es zu ihrer Beobachtung sehr großer elektromotorischer Kräfte (für den polarisierenden Strom) und sehr empfindlicher Apparate zur Strommessung (für den Polarisationsstrom) bedarf [5].

Hermann, der später die Erscheinung mit wesentlich vollkommeneren Hilfsmitteln untersucht hat, fand, daß die durch die Polarisation an der Grenze zweier Elektrolyte auftretenden Ströme dem polarisierenden stets entgegengesetzt gerichtet sind, daß sie sich sehr langsam entwickeln und selbst nach einem Stromschluß von vielen Minuten nur 1 bis 2 pro Mille des polarisierenden betragen. Endlich sind die Polarisationsströme, einmal entstanden, sehr dauerhaft [6].

Im Gegensatz hierzu entwickelt sich die innere Polarisation des Muskels sehr rasch, sie ist schon nach sehr kurzen Schließungen nachweisbar und kann selbst bei Anwendung von Wechselströmen nicht völlig beseitigt werden. Die durch die Polarisation bedingte Zunahme des Widerstandes ist sehr bedeutend und kann bei 15 bis 20 Minuten Schließungsdauer bis zu zwei Drittel des Anfangswertes betragen. Nach Öffnung (des polarisierenden Stromes) nimmt der Polarisationsstrom anfangs sehr rasch, später langsamer ab, so daß ein Rest lange Zeit bestehen bleibt. Polarisation und Depolarisation sind abhängig vom Durchströmungswinkel in dem Sinne, daß bei Querdurchströmung die Polarisation größer ist, zugleich aber rascher schwindet. Längs- und Querpolarisation stehen annähernd im Verhältnis der entsprechenden Widerstände. Am toten Muskel ist die Polarisierbarkeit geringer, am gekochten Muskel fehlt sie [7]. Hierzu ist zu bemerken, daß die Versuche über den Einfluß

---

[1]) Boll, Dissert. Königsberg 1887; Tereg, Arch. f. Physiol. 1899, S. 288. — [2]) Zeitschr. f. Biol. 43, 289, 1902. — [3]) Stud. from the physiol. Laboratory of Owens College 1, 133, 1891. — [4]) du Bois-Reymond, Ges. Abhandl. Leipzig 1, 13, 29, 80, 1875. — [5]) Ebenda 1, 1. — [6]) Göttinger Nachrichten 1887, S. 326. — [7]) Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. 42, 1—83, 1887.

des Durchströmungswinkels auf Widerstand und Polarisation an „Muskelquadraten", also an verletztem Material, gewonnen sind. Bleibt der Muskel unverletzt und sind die Elektroden in stets gleichem Abstande einmal längs (unreine Längsdurchströmung Hermanns), einmal quer eingelegt, so sind die Unterschiede in der Polarisierbarkeit viel geringer. Dies ist kaum anders zu verstehen, als daß der Hauptsitz der Polarisation an der Grenze zwischen Muskelfasern und Zwischenflüssigkeit, d. h. dort zu suchen ist, wo, wie oben ausgeführt wurde, die Plasmahaut den Durchtritt der Ionen hindert oder doch aufs äußerste erschwert. Es würde sich demnach der Strom sowohl bei der Quer- wie bei der „unreinen" Längsdurchströmung im wesentlichen durch die Zwischenflüssigkeit abgleichen, wie dies Hermann bei seinen Versuchen an Kernleitern mit polarisierbarem Metallkern unter Anwendung von Gleichströmen in der Tat gefunden hat[1]). Bei „reiner" Längsdurchströmung, d. h. von Querschnitt zu Querschnitt, würde dagegen ein erheblicher Teil des Stromes durch das Protoplasma der Fasern gehen, was in der Verminderung des Gesamtwiderstandes zum Ausdruck kommt. Die dann noch vorhandene geringere Polarisation unterscheidet Hermann als „Infiltrationspolarisation" von der viel stärkeren an der Oberfläche der unverletzten lebenden Fasern auftretenden „Kernpolarisation"[2]). Letztere bedingt es, daß der durch die Muskelfasern gehende Stromanteil unmittelbar nach der Schließung sehr stark abnimmt, was wohl, wie Hermann hervorhebt[3]), in naher Beziehung steht zu der Erfahrung, daß die erregenden Wirkungen bei der Schließung und unmittelbar nachher am stärksten sind. Wie es scheint, gilt nur für die Infiltrationspolarisation des beiderseits verletzten Muskels, daß der Übergangswiderstand mit der Streckenlänge wächst[4]). Für den unverletzten Muskel ist ein solches Verhalten nicht nachgewiesen und nach den Befunden von Hering[5]) und Biedermann[6]) auch wenig wahrscheinlich. Es findet demnach auch die elektrotonische Ausbreitung des polarisierenden Stromes, die den Nerven auszeichnet, am Muskel nicht oder nur in sehr geringem Grade statt. Ob das Bindegewebe des Muskels eine merkliche innere Polarisation im Sinne der Infiltrationspolarisation erleidet, ist nicht bekannt.

Wie bereits erwähnt, weist die polare Begrenzung der erregenden wie hemmenden Wirkungen des Stromes auf einen engen Zusammenhang hin zwischen diesen und der Polarisation an der Oberfläche der Faser. Um hier weitere Einsicht zu gewinnen, müßte vor allem bekannt sein, in welcher Weise sich die Plasmahaut an der Elektrizitätsleitung beteiligt und welche elektrolytischen Produkte an ihr oder in ihr zur Abscheidung kommen. Denn diesen letzteren werden aller Voraussicht nach die Änderungen in der Erregbarkeit und in dem Quellungszustande des Protoplasmas (Dauerverkürzung) zuzuschreiben sein, ebenso aber auch die hemmenden Einflüsse auf bereits bestehende Verkürzungen (Hemmung der Veratrinkontraktion durch anodische Polarisation, der Öffnungsdauerverkürzung durch erneute Schließung des Stromes usw.). Vielleicht entspricht der Schwellenreiz jener elektromotorischen Kraft, die gerade imstande ist den Widerstand der Plasmahaut zu überwinden. Dagegen ist kaum anzunehmen, daß die Erregung direkt durch die Produkte der Elektrolyse bedingt ist. Vermutlich wirken dieselben nur mittelbar durch Störung des protoplasmatischen Stoffwechsels, da ja die Erregung auch durch andere Eingriffe, wie mechanische und chemische Schädigung, ja selbst durch rasche Wasserentziehung herbeigeführt werden kann. Bemerkenswert bleibt hierbei, daß am Muskel wie am Nerv die Ausbildung der negativen Polarisation und die Rückbildung der positiven (in beiden Fällen Abnahme des Polarisationszustandes im algebraischen Sinne[7]) im gleichen Sinne wirkt[8]).

Die in neuerer Zeit vielfach unternommenen Versuche zur mathematischen Formulierung eines Erregungsgesetzes gehen alle von den Erregungserscheinungen am Nerven aus und werden dort ihre Würdigung finden.

Die Kernpolarisation und die Infiltrationspolarisation im Sinne Hermanns sind physikalische Erscheinungen, die den lebenden Zustand des Muskels nur

---

[1]) A. a. O. S. 36 u. 43. — [2]) A. a. O. S. 61. — [3]) A. a. O. S. 65. — [4]) Hermann, a. a. O. S. 24 u. 60. — [5]) Sitzungber. d. Wien. Akad. **88** (3), 432, 1883. — [6]) Elektrophysiol. S. 236. — [7]) Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. **31**, 99, 1883. — [8]) Pflüger, Elektrotonus 1859, S. 453; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 133.

insofern voraussetzen, als damit eine bestimmte Struktur gegeben ist, an oder in der die Produkte der Polarisation zur Abscheidung gelangen.

Vorgänge anderer Art sind die sogenannten sekundär-elektromotorischen Erscheinungen. E. du Bois-Reymond, der zuerst auf dieselben aufmerksam geworden war, hielt sie für eine besondere Form physikalischer Polarisation[1]). Demgegenüber wies Hermann[2]) die physiologische Natur der Erscheinung nach, zunächst für den Vorgang an der Anode des zugeleiteten Stromes, und erklärte sie für den elektromotorischen Ausdruck der nachdauernden Öffnungserregung. Gleichzeitig kam Hering zu derselben Auffassung, die er auch auf den (in bezug auf den zugeleiteten Strom) negativen Nachstrom an der Kathode ausdehnte[3]). Er zeigte ferner, daß es sich um eine ausschließlich auf die physiologische Anode und Kathode beschränkte Veränderung des Muskels handelt. Wichtige Erweiterungen erhielten diese Beobachtungen durch Biedermann. Er fand, daß ein durch Äther bis zur Unerregbarkeit narkotisierter Muskel die fraglichen Erscheinungen gleichwohl, sogar stärker als ein normaler Muskel, zeigte[4]). Er konnte ferner an Muskeln, die sich in „Dauerkontraktion" befanden (Schließmuskeln von Anodonta, veratrinisierte Froschmuskeln), eine Umkehrung der sekundären elektromotorischen Wirkungen nachweisen, die als der galvanische Ausdruck der Abschwächung der Dauerkontraktion durch die Kathodenöffnung bzw. ihrer Verstärkung durch Anodenöffnung betrachtet werden können[5]). Die in der Literatur übliche Bezeichnungsweise als positiv-kathodische bzw. negativ-anodische Polarisation ist wenig zweckmäßig, desgleichen die entsprechend vertauschte für den schlaffen Muskel. Ferner können gegen die Auffassung der fraglichen Erscheinungen als Kennzeichen nachdauernder Erregung bzw. als Hemmung einer schon bestehenden gewichtige Bedenken vorgebracht werden, auf welche einzugehen aber hier nicht der Ort ist.

VII. Die elektromotorischen Eigenschaften des Muskels.

Selten ist die wissenschaftliche Welt durch eine physiologische Entdeckung so sehr in Erregung gesetzt worden, wie durch die Beobachtungen Galvanis aus dem Jahre 1791, durch die er das Vorhandensein von elektrischen Ladungen im Muskel und den Nerven nachgewiesen zu haben glaubte[6]). Den für die Existenz elektromotorischer Kräfte im Tierkörper entscheidenden Versuch (die Zuckung ohne Metalle) fand Galvani einige Jahre später. Doch hat erst durch die Arbeiten von Nobili, Mateucci und namentlich von E. du Bois-Reymond die Lehre von der tierischen Elektrizität ungeteilte Anerkennung gefunden[7]). Seitdem ist der Kreis der Beobachtungen so erweitert, daß die elektromotorische Wirksamkeit nicht mehr als eine dem Nerven- und Muskelsysteme allein eigentümliche Leistung betrachtet werden kann; es unterliegt keinem Zweifel, daß jede lebende Zelle hierzu befähigt ist. Trotzdem werden Nerv und Muskel die bevorzugten Objekte für die Untersuchung bleiben, weil die bedeutende Längenausdehnung und regelmäßige Anordnung ihrer Zellen besonders wirksame Ableitungen und schärfere Fragestellung gestattet.

Es sind zwei Zustände bekannt, in denen der Muskel elektromotorisch wirksam wird: im verletzten Zustande und bei der Erregung.

---

[1]) Berl. Sitzungsber. 1883, S. 343; 1889, S. 1131; 1890, S. 639, auch abgedruckt in Arch. f. Physiol. 1884, S. 1 u. 1891, S. 402. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 33, 103, 1883. — [3]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 88 (3), 415 u. 445, 1883; Arch. f. d. ges. Physiol. 58, 133, 1894. — [4]) Ebenda 97 (3), 84, 1888. — [5]) Ebenda 91 (3), 29, 1885; 92 (3), 142, 1885. — [6]) Man vgl. Ostwald, Elektrochemie, Leipzig 1894 bis 1896, S. 27 ff. — [7]) Man vgl. hierzu E. du Bois-Reymond, Unters. über tier. Elektrizität, Berlin 1848 bis 1884.

A. Elektromotorische Erscheinungen am verletzten Muskel.

Die Stromlosigkeit oder doch geringfügige und dem Sinne nach wechselnde elektromotorische Wirksamkeit möglichst unverletzter Muskeln, wenn von Mitte und Ende (natürlicher Querschnitt) abgeleitet wird, war du Bois-Reymond nicht entgangen, wurde aber von ihm zu erklären gesucht durch das Vorhandensein einer dünnen Lage besonders gearteter Muskelsubstanz am natürlichen Querschnitt. Dagegen stellte Hermann 1867 den Satz auf, daß es gerade die Gleichartigkeit des unverletzten ruhenden Muskels sei, die seine Stromlosigkeit bedingt und daß der Strom erst durch die Verletzung entsteht, indem die Grenze zwischen lebender und absterbender Substanz eine elektromotorische Fläche bildet. Diese Theorie, die den großen Vorzug besitzt, an keine speziellen Voraussetzungen über die Natur der elektromotorischen Kräfte gebunden zu sein, hat sich seither immer mehr als treffender Ausdruck für die einschlägigen Beobachtungen erwiesen. In bezug auf die Versuche, die Hermann zur Widerlegung der Präexistenzlehre und zur Begründung seiner Ansicht ausgeführt hat, muß auf dessen Handbuch[1]) verwiesen werden. Unter diesen Versuchen spielte eine sehr wichtige Rolle der Nachweis, daß der Verletzungsstrom im Augenblick der Anlegung eines Querschnittes noch nicht fertig vorhanden ist, sondern sich in meßbarer Zeit erst zu voller Höhe entwickelt[2]). Dieses Resultat ist in neuerer Zeit und mit vollkommeneren Methoden von S. Garten bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Aktionsströme der Muskeln[3]) bestätigt worden. Über die Anfechtung dieser Versuche durch Bernstein und Tschermak siehe unten S. 526. Zu gunsten der von Hermann vorgetragenen Auffassung sprachen eine Reihe wichtiger Beobachtungen Engelmanns über das Entstehen und Verschwinden des Verletzungsstromes am Herzen, an pleiomeren Muskeln (d. h. Muskeln, die durch Zwischensehnen geteilt sind) und subcutan (mit Erhaltung des Kreislaufes) verletzter Muskeln[4])[5]). Endlich hat Biedermann gezeigt, daß auch der normale Skelettmuskel bei vorsichtigem Verfahren stromlos isoliert werden kann und hat den Einfluß einer Reihe von Veränderungen des Muskels auf sein elektromotorisches Verhalten geprüft[6]). Eine Fortsetzung der älteren Versuche Engelmanns bildet die Abhandlung von Velichi über die elektromotorischen Eigenschaften künstlicher Längsschnitte, die gegenüber dem künstlichen Querschnitt nur die halbe Spannungsdifferenz aufweisen, die bei erhaltener Zirkulation unter Ausheilung verschwindet[7]). Einige Angaben über die Veränderung der Potentialdifferenz zwischen Längsoberfläche und künstlichem Querschnitt mit der Zeit, liegen von Nikolaïdes vor[8]).

In neuerer Zeit ist wiederholt Anstoß genommen worden an dem in der physiologischen Literatur üblichen Sprachgebrauch, nach welchem die unverletzte Oberfläche des Muskels als positiv, der verletzte Teil (künstlicher Querschnitt) als negativ bezeichnet wird[9]). Daß diese Bezeichnungsweise zweideutig wirken kann, ist richtig, da für den die Muskelfaser durchsetzenden Abschnitt des Stromkreises der verletzte Teil als der positive Pol zu bezeichnen wäre; sie ist insofern nicht scharf, als durch Verbindung mit der Erde jeder Punkt des Stromkreises auf das Potential Null gebracht werden kann. Trotzdem erscheint es nicht nötig, neue Bezeichnungen, wie zinkartig (Waller), einzuführen, wenn man sich erinnert, daß die physiologische Ausdrucksweise stets auf die an den Muskel gelegte Nebenleitung bezogen wird. Will man jedes Mißverständnis vermeiden, so braucht man nur auf die Terminologie von Faraday zurückzugreifen und jene Fläche, durch die der Strom in den Elektrolyten (hier die Muskelsubstanz) eintritt (der künstliche Querschnitt), als Anode zu bezeichnen.

---

[1]) Hermann, 1, 197 u. 235. — [2]) Derselbe, Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 191, 1877. — [3]) Abhandl. d. Ges. d. Wissensch. Leipzig 26, 331, 1901. — [4]) Hermanns Handb. 1, 121. — [5]) Utrechter Onderzoekingen 3 (3), 101, 1874; Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 116 u. 328, 1877. — [6]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 81 (3), 74, 1880. — [7]) Arch. f. Physiol. 1900, S. 29. — [8]) Ebenda 1889, S. 73. — [9]) A. D. Waller, Tierische Elektrizität, Leipzig 1899, Vorwort; Derselbe, Kennzeichen des Lebens, Berlin 1905, S. 19 ff.; Biedermann, Ergebn. d. Physiol. 2 (2), 173, 1903.

Die elektromotorische Kraft (EMK) der Verletzungsströme, zu deren Messung du Bois-Reymond ein vorzügliches Verfahren angegeben hat[1]), wurde von ihm zu 40 bis 80 Millivolt bestimmt[2]). Der wirkliche Wert muß natürlich höher sein, weil durch die Zwischenflüssigkeit und das Bindegewebe stets eine innere Abgleichung möglich ist. Samojloff hat unter Hermanns Leitung versucht, über den wahren Wert der EMK oder doch über ihre Größenordnung dadurch eine Vorstellung zu gewinnen, daß er die Dicke der leitenden Umhüllung künstlich vergrößerte[3]). Er kommt zu dem Schlusse, daß die gemessene EMK kaum weniger als 80 Proz. der wahren betragen dürfte. Danach wäre die wahre EMK höchstens auf 0,1 Volt zu veranschlagen. Ohne nähere Versuchsangaben behauptet Brünings, die ableitbare Potentialdifferenz bis auf das Doppelte der gewöhnlichen gesteigert zu haben, indem er den Muskel in isotonische Rohrzuckerlösung einlegte[4]).

Im allgemeinen zeigt sich die Stärke der elektromotorischen Wirkung unabhängig von der Art der Abtötung oder Zerstörung eines Faseranteils, sofern es sich wirklich um eine solche handelt[5]). Es ist daher ganz berechtigt, den Verletzungsstrom als Maßstab für den Grad der Schädigung zu benutzen, wie es von Straub[6]) und Henze[7]) geschehen ist[8]).

In den Fällen, in denen die Schädigung durch Lösungen von Elektrolyten erfolgt, ist indessen zu beachten, daß diese durch den Diffusionsausgleich mit der Zwischenflüssigkeit des ungeätzten Muskelteils bzw. mit der Salzlösung der Elektrode an sich schon zum Auftreten elektromotorischer Kräfte Veranlassung geben können. In diesem Sinne sind mehrere Befunde von du Bois-Reymond[9]), Engelmann[10]) und Biedermann aufzufassen[11]), die scheinbare Abweichungen von der oben ausgesprochenen Regel ergaben. Als solche sind namentlich zu nennen: 1. Die starke Negativität von Muskelstellen, die mit hypo- bis isotonischen Lösungen von Kalisalzen behandelt worden sind. Die Negativität kann durch nachträgliches Waschen mit 0,6 proz. Kochsalzlösung häufig wieder zum Verschwinden gebracht werden. 2. Die elektromotorische Neutralität oder Positivität einer mit hypertonischen Kochsalzlösungen behandelten Stelle. 3. Die geringe oder sogar verkehrte (positive) elektromotorische Wirksamkeit wasserstarrer Muskelabschnitte.

Bei der Deutung dieser Ergebnisse muß auf die EMK Rücksicht genommen werden, die an der Grenze zweier Elektrolyte auftreten. Dieselben sind von du Bois-Reymond[12]) und insbesondere von Worm-Müller[13]) zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden. Dem Verständnis näher gerückt wurden sie aber erst, als es durch die Arbeiten von Helmholtz und Nernst möglich geworden war, die EMK von Flüssigkeitsketten

---

[1]) Abhandl. d. Berl. Akad. 1862, S. 107. — [2]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 431. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. **78**, 38, 1899. — [4]) Ebenda **98**, 246, 1903. — [5]) Biedermann, Elektrophysiol. **1**, 288. — [6]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmak. **48**, 1, 1902. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **92**, 451, 1902. — [8]) Die eigentümlichen Oszillationen der Potentialdifferenz, die Henze am partiell veratrinisierten Muskel beobachtet hat, müssen wohl als Ausdruck von Erregungsvorgängen gedeutet werden. [9]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863, S. 521; Ges. Abhandl. **2**, 61, Leipzig 1875. — [10]) Arch. f. d. ges. Physiol. **15**, 116, 1877. — [11]) 5. Mitt., Sitzungsber. d. Wien. Akad. **81** (3), 74, 1880. — [12]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 453; Ges. Abhandl. **2**, 261. — [13]) Pogg. Ann. d. Physik **140**, 114 u. 380, 1870.

zu berechnen[1]). Durch den Fortschritt der Theorie hat auch das Studium der tierischen Flüssigkeitsketten neuen Anstoß erhalten. Ein Versuch, die EMK des Verletzungsstromes aus der Kohlensäurediffusion abzuleiten, die zwischen verletzten und unverletzten Teilen des Muskels stattfindet, ist von Tschagowetz gemacht worden. Auf die Schwäche seiner Voraussetzungen ist bereits von Cremer[2]) hingewiesen worden. Es ist ferner zu bemerken, daß den sehr verwickelten Dissoziationsverhältnissen der Kohlensäure in verdünnter Lösung und bei Anwesenheit von Alkalisalzen nicht Rechnung getragen ist.

Weiterhin hat Oker-Blom[3]) sich bestrebt, durch eine Reihe zweckmäßig abgeänderter Versuche den Beweis zu erbringen, daß die am verletzten Muskel, unter Verwendung verschiedener Ableitungsflüssigkeiten auftretenden Potentialdifferenzen als eine Funktion der Konzentration bzw. der Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen aufzufassen sind. Seine Versuche stellen auch insofern einen Fortschritt dar, als in ihnen die zeitliche Entwickelung der Potentialdifferenz berücksichtigt wird. So hat er z. B. bei einseitiger Ableitung (von dem ursprünglich stromlosen Muskel) mit destilliertem Wasser oder sehr verdünnten Lösungen von KCl oder NaCl einen zweimaligen Zeichenwechsel beobachtet, entsprechend einer zuerst negativen, dann positiven und schließlich wieder negativen Ladung der schädigenden Elektrode. Die erste und zweite Phase werden unzweifelhaft richtig aufgefaßt als Ausdruck der Diffusion der Zwischenflüssigkeit bzw. des Faserinhaltes in die ableitende Flüssigkeit; die dritte und im Grunde wichtigste Phase, die der immer stärkeren Entwickelung des Verletzungsstromes entspricht, wird dagegen von dem Verfasser nahezu als ein auf unvollkommener Methodik beruhendes Ergebnis, jedenfalls als eine „sekundäre Erscheinung“ behandelt. Über ihre Entstehungsursache kann natürlich das benutzte Beobachtungsverfahren nichts aussagen, da es sich darauf beschränken muß die Potentialdifferenz zweier Punkte des inneren Schließungskreises zur Anzeige zu bringen. Die Annahme einer mit der Verletzung des Muskels sofort auftretenden Säuerung desselben und die ausschlaggebende Rolle, die den H-Ionen für die Entstehung der positiven Phase zugesprochen wird, ist durch die mitgeteilten Versuche (S. 222) nicht bewiesen und wird durch die sogleich zu erwähnenden Erfahrungen Overtons unwahrscheinlich. Viel zu gröblich und daher in keiner Weise maßgebend sind die Versuche, nach welchen den „lebenden Hüllen“ des Muskels, in die der Verfasser das Perimysium externum und internum sowie das Sarkolemm einbegreift, eine selbständige Bedeutung für die Entwickelung des Demarkationsstromes zukommen soll.

Bernstein[4]) hat sich die Aufgabe gestellt, durch Messung der EMK des Verletzungsstromes bei verschiedenen Temperaturen die Größe bzw. das Vorzeichen des Temperaturkoeffizienten dE/dT zu bestimmen. Die Bedeutung dieses Koeffizienten liegt darin, daß er einen Schluß gestattet auf den Vorgang, durch den die elektrische Energie gewonnen wird. Die Versuche ergaben deutlich ein Steigen der EMK mit der Temperatur, also einen

---

[1]) Vgl. S. Arrhenius, Lehrb. d. Elektrochem. 1901, S. 191 ff. — [2]) Zeitschr. f. Biol. 47, 564, 1906. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. 84, 191, 1901. — [4]) Ebenda 92, 521, 1902 u. Naturw. Rundschau 19, Nr. 16, 1904.

positiven Wert des Koeffizienten, während über seine absolute Größe bzw. über deren Abhängigkeit von der Temperatur nicht so eindeutige Ergebnisse zu erhalten waren, was bei den Schwierigkeiten der Versuche nicht wundernehmen kann. Immerhin ist es wahrscheinlich, daß der Koeffizient konstant und die EMK des Verletzungsstromes der Temperatur proportional ist, was besagen würde, daß die Energie des Stromes nicht (oder wenigstens nicht unmittelbar) aus chemischer Energie stammt. Die Muskelkette kann demnach als eine Konzentrationskette aufgefaßt werden.

Wird diese Deutung zugrunde gelegt, so läßt sich die Entstehung des Konzentrationsstromes nach Bernstein nur auf zwei Arten erklären, entweder aus der Entstehung eines Elektrolyten infolge der Verletzung oder aus der Abgleichung einer Potentialdifferenz, die bereits am unversehrten Muskel, zwischen der Muskelfaser und der umgebenden Flüssigkeit, existiert, aber nicht zum Ausdruck kommen kann, da die Faserhülle zwar für das Kation aber nicht für das Anion des vorhandenen Elektrolyten (z. B. K_2HPO_4) durchgängig ist (Präexistenz- oder Membrantheorie). Auf Grund einer Diskussion seiner Versuchsergebnisse entscheidet sich Bernstein für die zweite Annahme. Die Forderung einer Entwickelungszeit für den Verletzungsstrom hält daher Bernstein nicht für notwendig, und die zum Nachweis derselben unternommenen und oben angeführten Versuche von Hermann bzw. von Garten nicht für entscheidend. Bernstein hat dann weiter im Verein mit Tschermak eine besondere Versuchsreihe unternommen [1]), aus der sie schließen, daß die maximale Stromstärke in spätestens 0,003 Sek. erreicht ist und voraussichtlich noch früher eintritt. Sie verwerten daher die Ergebnisse im Sinne der Präexistenztheorie. Garten hat aber gezeigt, daß die Versuche zu einem solchen Ausspruch nicht berechtigen und namentlich am abgekühlten Muskel die allmähliche Zunahme der Potentialdifferenz deutlich nachweisbar ist [2]).

Brünings [3]) hat die Versuche von Oker-Blom über die Stromentwickelung unter Wirkung des destillierten Wassers bzw. sehr verdünnter Salzlösungen nachgeprüft und dessen Ergebnisse nicht bestätigen können. Sein Versuchsverfahren weicht aber von dem Oker-Bloms insofern ab, als die vom Wasser ableitende Elektrode 0,1 n NaCl enthält, wodurch allein schon eine Positivität dieser Elektrode bedingt ist. Auch ist der große Querschnitt des Wassergefäßes nachteilig, weil dadurch der Muskel stark ausgelaugt wird und der auftretende Demarkationsstrom eine relativ gut leitende (0,0001 NaCl) Nebenschließung erhält. Die ohnehin nur in spärlicher Zahl mitgeteilten Versuche können daher die Ergebnisse Oker-Bloms nicht widerlegen. Auf Grund sehr weitläufiger Erörterungen kommt Brünings zu dem Schlusse, daß der elektromotorisch wirksame Muskel weder eine chemische, noch eine Flüssigkeits- oder Konzentrationskette sein könne (weil angeblich keine derselben der metallischen Leiter entbehren kann), wohl aber eine diosmotische Kette, entsprechend der zweiten von Bernstein aufgestellten und oben angeführten Möglichkeit.

Overton [4]) hat die Frage geprüft, welche Rolle bei der Entstehung des Verletzungsstromes der Austausch der Salzbestandteile zwischen Muskelfaser

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **103**, 67, 1904. — [2]) Ebenda **105**, 291, 1904. — [3]) Ebenda **98**, 241, 1903; **100**, 367, 1903. — [4]) Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1905, S. 2.

und Gewebssaft spielt. Zu diesem Ende hat er letzteren durch isotonische Lösungen verschiedener Salze verdrängt, und dann erst den künstlichen Querschnitt angelegt. Zunächst wurden einige ungiftige Kalisalze (sekundäres Phosphat, Äthylosulfat, Tartrat) mit Rohrzucker als Zwischenlösung verwendet und festgestellt, daß der verletzte Muskel in diesen Salzen eine sehr schwache und verkehrt gerichtete Potentialdifferenz aufweist, die aber bei Rückkehr in Ringer normale Größe und Richtung annimmt. In äquivalenten Lösungen von Ammonium-, Rubidium-, und Cäsiumsalzen wurde eine Potentialdifferenz bis auf Spuren (von normaler Richtung) vermißt. Hierzu ist zu bemerken, daß die Pinsel der ableitenden Elektroden stets mit demselben Salz durchtränkt waren wie der Muskel, und daß für deren Gleichartigkeit und Unpolarisierbarkeit Sorge getragen war.

Es liegt der Gedanke nahe, die wesentlich übereinstimmende Wirkung der letztgenannten Salze mit denen des Kaliums mit der nahezu gleichen Beweglichkeit ihrer Kationen in Beziehung zu setzen. Läßt man diese Annahme gelten, so ist zu vermuten, daß die bei Verletzung auftretende Potentialdifferenz dadurch vergrößert werden kann, daß man die Zwischenflüssigkeit des Muskels durch Lithiumchlorid ersetzt, dessen Kation weniger beweglich ist als das Natriumion. Der Versuch bestätigte die Erwartung.

Höber hat Sartorien mit dem einen Ende in isotonische und neutrale Lösungen einer großen Zahl von Elektrolyten eintauchen lassen und den Muskelstrom von dieser Lösung sowie von der Mitte des Muskels abgeleitet[1]). Die gemessenen Potentialdifferenzen waren von sehr verschiedener (und offenbar auch sehr schwankender) Größe und teils rechtläufig, teils verkehrt gerichtet. Höber wird durch seine Versuche dazu geführt, einer Reihe von Kationen eine Reihe von Anionen gegenüberzustellen, deren Glieder in steigendem Maße erstere den gewöhnlichen, letztere den verkehrten Muskelstrom hervorrufen. Von dem normalen stromlosen Zustande ausgehend, ist nach Höber eine Veränderung in zwei Richtungen möglich, eine, die im Anschluß an Hering[2]) als aufsteigend bezeichnet wird und in einer Steigerung der angeblich stets vorhandenen Durchlässigkeit der Plasmahaut für ein (nicht näher bezeichnetes) Kation besteht und eine zweite, absteigende, bei der diese Durchlässigkeit vermindert, die für das Anion vergrößert ist. Die gegensätzlichen Änderungen werden auf eine Auflockerung bzw. Verdichtung (Gerbung) der die Plasmahaut zusammensetzenden Kolloide bezogen.

Eine Diskussion der Versuche Höbers ist dadurch erschwert, daß der den Muskel ableitende Bogen von vornherein unsymmetrisch ist und daher in sich schon Potentialdifferenzen enthält, die, wie die Versuche von Oker-Blom zeigen, nicht vernachlässigt werden dürfen. Dazu kommt, daß für den Muskel giftige und harmlose Lösungen unterschiedlos verwendet werden und Mitteilungen fehlen, ob der Muskel noch erregbar, reversibel gelähmt oder abgestorben war. Unter diesen Umständen ist es nicht möglich, zu den sehr weitgehenden Schlußfolgerungen des Verfassers Stellung zu nehmen.

Wie man sieht, ist die Zahl der sichergestellten Tatsachen noch zu gering, um als Grundlage einer Theorie zu dienen. Die quantitative Seite der Frage ist überhaupt noch kaum in Angriff genommen. Bezüglich einer

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 106, 599, 1905. — [2]) Lotos 9, 26, 1888.

eingehenden Erörterung des Problems sei auf das Kapitel Nervenphysiologie verwiesen. Über die Rolle halbdurchlässiger Membranen bei dem Auftreten von Potentialdifferenzen in Flüssigkeiten vergleiche man M. Cremer[1]).

Infolge der inneren Schließung des Verletzungsstromes entstehen eine Anzahl von Erscheinungen, die zum Teil schon in früheren Abschnitten Erwähnung gefunden haben. Dahin gehören: Erregung des Muskels bei der Herstellung des künstlichen Querschnittes, deren tetanischen Charakter Garten nachgewiesen hat[2]); Erregung bei Herstellung einer gut leitenden Nebenschließung zu dem bereits vorhandenen Verletzungsstrom[3]), die, sofern sie bei Berührung des Querschnittes mit wässerigen Lösungen auftritt, früher als chemische Erregung gedeutet wurde (s. oben); Erregung eines unverletzten Muskels durch einen zweiten verletzten[4]); Abänderung des Erfolges elektrischer Reizungen durch den vorhandenen Verletzungsstrom. Derartige Änderungen sind die herabgesetzte (oder aufgehobene) Wirkung admortal, die verstärkte Wirkung abmortal gerichteter Reizströme, von welchen allerdings nur die letztere Wirkung speziell auf die Interferenz von Reizungs- und Verletzungsstrom bezogen werden darf, während die erstere Wirkung, wie oben ausgeführt wurde, mit dem Fehlen einer normalen Faseroberfläche an der Austrittsstelle des Reizstromes zusammenhängt. Daß es unter diesen Umständen zu scheinbaren Öffnungserregungen kommen kann, ist von Biedermann gezeigt worden[5]).

B. Die elektromotorischen Eigenschaften des tätigen Muskels.

Der Stand der Kenntnisse über die elektrischen Eigenschaften des tätigen Muskels hat im Jahre 1879 in dem von L. Hermann bearbeiteten ersten Bande seines Handbuches eine so eingehende Darstellung erfahren, daß es hier genügt darauf zu verweisen. Ein geschichtlicher Überblick über die ältere Literatur des Gegenstandes findet sich in du Bois-Reymonds Untersuchungen über tierische Elektrizität, Berlin 1848 bis 1884, über die neueren Erscheinungen bis 1895 in Biedermanns Elektrophysiologie, S. 307 ff.

In methodischer Richtung sind folgende Fortschritte zu verzeichnen. Hermann hat das von ihm angegebene, relativ rasch schwingende (aperiodische) Spiegelgalvanometer[6]) zur optischen Registrierung der zweiphasischen Aktionsströme von Muskeln benutzt, während er gleichzeitig den elektrischen Vorgang künstlich verlangsamte. Er erreichte dies mit Hilfe des Rheotoms, indem er dessen Ableitungskontakte mit dem Rheotomrade, aber 200 bis 2000 mal langsamer als dieses rotieren ließ. Dadurch gelingt es, wie bei dem stroboskopischen Verfahren, das aus dem Vorgang herausgeschnittene Stück mit der Zeit (oder gegen sie) wandern zu lassen und damit den ganzen Kurvenablauf aus solchen Abschnitten zusammenzusetzen. Die von Matthias mit dem Verfahren gewonnenen Ergebnisse werden noch zu erwähnen sein.

Ein weiterer methodisch wichtiger Fortschritt ist die seit dem Jahre 1877 zunehmende Anwendung des Kapillarelektrometers von Lippmann zum Studium der tierischen (und pflanzlichen) elektrischen Vorgänge. Die Bewegungen des Quecksilbers im Elektrometer sind bei geeigneter Beschaffenheit der Kapillare so rasch, daß in den meisten Fällen auf das repetierende Rheotomverfahren verzichtet werden kann, was von nicht geringem Vorteile ist. Die photographische Registrierung der Ausschläge ist ebenfalls stetig verbessert worden, und hat, namentlich durch die von Garten eingeführte automatische Aufschreibung des Koordinatensystems, einen hohen Grad von Vollkommenheit erreicht[7]). Besondere Bedeutung als Beobachtungsinstrument hat das Kapillar-Elektrometer dadurch gewonnen, daß es auf Grund der von

[1]) Zeitschr. f. Biol. 47, 1, 1906. — [2]) Leipz. Abhandl. 26, 321, 1901. — [3]) E. Hering, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 79 (3), 1879. — [4]) Derselbe, a. a. O. S. 16. — [5]) 8. Mitt., Sitzungsber. d. Wien. Akad. 85 (3), 144, 1882; Elektrophysiol. S. 283. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 42, 78, 1888. — [7]) Leipz. Abhandl. 26, 335, 1901.

Burch[1]) und unabhängig von ihm von Einthoven[2]) ausgearbeiteten Theorie des Instrumentes möglich ist, die gewonnenen Kurven durch ein relativ einfaches Verfahren zu korrigieren und die wirklichen Werte der jeweiligen Potentialdifferenz mit großer Genauigkeit zu ermitteln. Ein handliches Verfahren zur Korrektur der Elektrometerkurven mit rechtwinkeligen Koordinaten ist von Garten ausgearbeitet worden[3]). Zur Theorie des Capillar-Elektrometers vergleiche man auch Hermann[4]). Endlich ist das elektro-physiologische Instrumentarium durch das Saitengalvanometer von Einthoven bereichert worden, ein Instrument, das bei etwa 10 000 Ohm Widerstand noch Ströme von 10^{-12} Amp. anzeigt. Die Ausschläge des Saitengalvanometers sind den Stromstärken proportional, rascher als die des Capillar-Elektrometers und so gut wie völlig aperiodisch[5]). Das Instrument ist bisher nur zur Darstellung des menschlichen Elektrokardiogramms benutzt worden.

Mit den vorgenannten Hilfsmitteln ist der zweiphasige Aktionsstrom unverletzter, indirekt gereizter Muskeln leicht zu beobachten, wenn von dem nervösen Äquator[6]) und einem Ende abgeleitet wird. Am meisten Interesse beanspruchen natürlich die Aktionsströme menschlicher Muskeln, die von Hermann untersucht worden sind[7]). Mit Rheotom und Galvanometer konnte er bei indirekter Reizung die beiden Phasen sehr gut trennen, wobei sich zeigte, daß die zweite (aufsteigende oder abterminale) Phase nicht schwächer war als die erste. Ihre Intensität und zeitliche Lage änderte sich auch nicht im Laufe des Versuches, woraus folgt, daß die Erregungswelle ohne Dekrement entlang den Fasern fortschreitet. Aus den Versuchen ergab sich die Geschwindigkeit, mit der die Erregung sich ausbreitet, zu 10 bis 13 m/sec. Mit Hilfe der Rheotachygraphie hat Matthias[8]) diese Ergebnisse später bestätigt. Durch Summation mit dem Sekretionsstrom der Haut sah er die zweite Phase sogar größer werden als die erste; für die Geschwindigkeit der Erregungsleitung fand er 10,7 bis 12,7 m/sec. Die in Aussicht gestellte Fortsetzung dieser Versuche ist bisher nicht erschienen.

An ausgeschnittenen Froschmuskeln zeigt die Erregungswelle bei gleicher Ableitung und Reizungsart stets ein Dekrement, dessen Größe in der Weise bestimmt werden kann, daß man zunächst den zweiphasigen Aktionsstrom registriert, dann die zweite Phase durch Anätzen der entsprechenden (terminalen) Ableitungsstelle zum Verschwinden bringt und die dann allein zurückbleibende erste (atterminale) Phase von der vollständigen Kurve abzieht. Der Versuch bietet auch Gelegenheit zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im Muskel, die von Matthias zu 3,3 bis 6,4 m/sec gefunden wurde[9]). Die Dauer der ganzen zweiphasigen Schwankung läßt sich aus den mitgeteilten Kurven zu etwa 0,04 sec bestimmen.

Wird der Gastrocnemius oder ein anderer gefiederter Muskel des Frosches nicht von dem nervösen Äquator, sondern einem mittleren Querschnitt und

---

[1]) Burch, Proc. Roy. Soc. **48**, 89, 1890; Phil. Trans. **183** A, 81, 1892; Proc. Roy. Soc. **60**, 329, 1896; **70**, 222, 1902; **71**, 102, ferner The Capillary-Electrometer in theory and practice, Reprint from „The Electrician". London 1896. — [2]) Einthoven, Arch. f. d. ges. Physiol. **56**, 528, 1894; ebenda **60**, 91, 1895; Ann. d. Physik **56**, 161; Zentralbl. f. Physiol. **9**, 277; Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 1 u. 26, 1900. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. **89**, 613, 1902. — [4]) Ebenda **60**, 440, 1896; R. du Bois-Reymond, Arch. f. Physiol. 1897, S. 516; Hermann u. Gildemeister, Arch. f. d. ges. Physiol. **81**, 491, 1900. — [5]) Ann. d. Physik **12**, 1059, 1903; Arch. f. d. ges. Physiol. **99**, 472. — [6]) Vgl. Hermann, ebenda **16**, 234, 1877. — [7]) Ebenda **16**, 410, 1877. — [8]) Ebenda **53**, 70, 1892. — [9]) A. a. O. S. 78.

der distalen Sehne abgeleitet, so erhält man bei indirekter Reizung dreiphasige Kurven von wechselnder, aber für die verschiedenen Muskeln (Biceps, Gracilis, Gastrocnemius) charakteristischer Gestalt. F. S. Lee, der unter Leitung v. Freys derartige Beobachtungen mit Capillar-Elektrometer und Rheotom durchführte[1]), fand die dritte (wieder atterminale) Phase sehr gedehnt, so daß die Gesamtdauer des Aktionsstromes, je nach der gewählten Muskelart sich auf 0,08 bis 0,26 sec erstreckte. (In den der Abhandlung eingedruckten Kurven ist der Beginn der Ablesung willkürlich stets auf den Teilstrich 5 der Abszisse verlegt. Auf eine Bestimmung der Latenzzeit wurde verzichtet.) Am Sartorius war der Aktionsstrom des frischen Muskels stets rein zweiphasig und von etwa 0,05 sec Dauer. Durch die Ermüdung (und das Absterben) kann die erste Phase zunächst stärker hervortreten (infolge verlangsamter Erregungsleitung), die zweite Phase wird stetig kleiner, beide dauern länger, die dritte Phase, soweit sie vorhanden, wird undeutlich. Der Verfasser schließt aus den Versuchen, daß der Aktionsstrom nach Dauer und Intensität in engerer Beziehung zu den mechanischen Erregungserscheinungen steht, als man bis dahin angenommen hatte[2]).

In mehr gelegentlicher Weise sind von v. Kries Photogramme des Aktionsstromes von Gastrocnemius auf indirekte Einzelreizung mitgeteilt worden, die dank der raschen Einstellung der Capillare deutlich zwei Phasen (eine ab- und eine aufsteigende) und vielleicht auch eine sehr niedere und langgezogene dritte (wieder aufsteigende) erkennen lassen. Die Kleinheit der Bilder läßt über letzteren Punkt schwer ein Urteil gewinnen. Er macht auf die abweichende Form aufmerksam, die man bei reflektorischer Erregung des Muskels erhält[3]). Derselbe Verfasser hat im Jahre 1884 gezeigt, daß der zeitliche Verlauf des Aktionsstromes von der Art der Reizung abhängt in der Weise, daß Zeitreize einen länger dauernden Aktionsstrom erzeugen als Momentreize[4]). Demgemäß ist, wie schon Fleischl angegeben hat[5]), die sekundäre Wirksamkeit bei Zeitreizen viel geringer[6]).

Über die Art der Beeinflussung einer negativen Schwankung durch eine kurz vorhergegangene, sowie über die Summation derselben bei tetanischer Reizung verschiedener Frequenz, liegen Angaben von Schönlein vor[7]).

Sehr eingehende Untersuchungen über die Aktionsströme der Muskeln rühren von J. Burdon-Sanderson her, wobei er sich sowohl der indirekten Reizung[8]) wie der direkten[9]) bediente. Die Ausschläge des Capillar-Elektrometers wurden nach dem von ihm ausgebildeten Verfahren photographiert. In den Versuchen mit indirekter Reizung des Gastrocnemius und Ableitung von Mitte und Ende findet er am ganz unverletzten Muskel Kurven von der Form eines Spießes (spike); am verletzten Muskel (das distale Ende wird wärmestarr gemacht) schließt sich an diese ebenfalls vorhandene Spitze ein langgedehnter Buckel (hump). Die Gestalt der letzteren Kurve erinnert sehr

[1]) Arch. f. Physiol. 1887, S. 204. — [2]) Man vgl. hierzu auch Bernstein, Arch. f. d. ges. Physiol. 67, 349, 1897; ferner Garten, ebenda 77, 505, 1899. — [3]) Arch. f. Physiol. 1895, S. 130. — [4]) Ebenda 1884, S. 363. — [5]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 82 (3), 1880. — [6]) v. Kries, a. a. O. S. 362. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 134, 1889; Arch. f. Physiol. 1886, S. 251. — [8]) Zentralbl. f. Physiol. 4, 185, 1890; Journ. of Physiol. 18, 117, 1895. — [9]) Zentralbl. f. Physiol. 12, 177, 1898; Journ. of Physiol. 23, 325.

an Verkürzungskurven veratrinisierter Muskeln, doch ist sie natürlich von viel kürzerer Dauer. Der „spike“ des unverletzten Muskels erstreckt sich über etwa 0,02 sec, vom Reizmoment gerechnet, die aus spike und hump bestehende Kurve des verletzten Muskels über wenigstens das Vierfache dieser Zeit. Auf Grund von Versuchen, in denen der Aktionsstrom des verletzten Muskels bei verschiedener Lage der ableitenden Elektroden aufgenommen wurde, neigt der Verfasser zu der Vorstellung, daß der Buckel der Ausdruck ist eines veränderten (idiomuskulären) Erregungsvorganges an den im Absterben begriffenen Querschnitten. Vergleicht man jedoch die vorliegenden Bilder bzw. deren korrigierte Ableitungen mit den Kurven der Potentialdifferenz von schlagenden Frosch- und Schildkrötenherzen, die derselbe Verfasser im Verein mit Page früher veröffentlicht hat[1]), so wird man es als wahrscheinlich bezeichnen dürfen, daß der „Spieß“ nicht den ganzen Ablauf des Aktionsstromes am unversehrten Muskel darstellt, sondern nur den Teil bis zur Spannungsgleichheit der beiden Ableitungsstellen und der „Buckel“ das Abklingen der Erregung an der proximalen Ableitungsstelle, die um so mehr zur Geltung kommt, je stärker die distale geschädigt ist. Im Hinblick auf die Erfahrungen Lees (s. oben) ist auch die Möglichkeit nicht außer acht zu lassen, daß die distalen Abschnitte des Gastrocnemius einen zeitlich etwas anderen Erregungsablauf besitzen als die proximalen. Jedenfalls kann die Frage nach dem Ablauf der Aktionsströme des Gastrocnemius je nach der Art der Reizung und Ableitung noch nicht als völlig geklärt betrachtet werden.

Die Beobachtungen Sandersons an curaresierten, direkt gereizten Sartorien[2]), weichen in zwei Richtungen von den gangbaren Vorstellungen ab:

1. Der Aktionsstrom des verletzten Muskels ist bei Ableitung von Mitte und verletztem Ende nicht einphasig, sondern zweiphasig, d. h. es folgt auf die negative Schwankung eine kurze positive.

2. Die Erregung zeigt beim Ablauf über die Länge des Muskels kein Dekrement oder, genauer, der Erregungsprozeß nimmt bei seiner Ausbreitung im Muskel zuweilen ab, zuweilen zu oder bleibt unverändert. Hierzu ist zu bemerken, daß Verfasser seine Versuche an Muskeln ausführt, die mehrere Stunden bis Tage in normaler Salzlösung gelegen sind.

In einer kurzen Mitteilung[3]) bespricht Verfasser den Einfluß der Temperatur auf den Aktionsstrom und stellt fest, daß die größeren Ausschläge, die man am (bis auf 6°) gekühlten Muskel erhält, nicht durch höhere Werte der Potentialdifferenz, sondern durch die langsamere Fortpflanzung der Erregung und ihr längeres Verweilen an dem einzelnen Querschnitt bedingt sind. Mit noch niedrigeren Temperaturen hat in letzter Zeit Garten[4]) gearbeitet. Er findet, daß bei Abkühlung bis 0° die EMK des Aktionsstromes ihre normale Höhe behält, der Vorgang aber sehr erheblich verzögert wird. Unter 0° wird er noch mehr in die Länge gezogen und die EMK nimmt rasch ab. Bei — 3° ist selbst an der Reizstelle eine scheinbare Latenz des elektrischen Vorganges von 0,003 sec nachweisbar.

---

[1]) Journ. of Physiol. **2**, 384, 1880; **4**, 327, 1883. — [2]) Zentralbl. f. Physiol. **12**, 177, 1898; Journ. of Physiol. **23**, 325. — [3]) Proc. Physiol. Soc. 1899; Journ. of Physiol. **24**, V. — [4]) Abhandl. d. Ges. d. Wissensch. Leipzig **26**, 373, 1901.

Als weitere Ergebnisse der Untersuchungen Sandersons seien folgende erwähnt.

1. Am direkt gereizten Muskel beginnt die Formänderung an der Reizstelle etwa $^3/_{1000}$ sec nach Eintritt des Reizes, die elektrische Änderung (nur auf Umwegen bestimmbar) im ersten Tausendstel. Die maximale absteigende Potentialdifferenz (erste Phase) fällt etwas später als der Anfang der Formänderung [1]).

2. Die mechanische Beanspruchung vor und während der Erregung ist ohne merklichen Einfluß auf den elektrischen Vorgang [2]).

3. Gewisse, durch nicht periodische Reize hervorgerufene Dauerkontraktionen (Schließungstetanus, Öffnungstetanus, Momentanreizung eines durch Wasserentziehung sehr erregbaren Nerven) zeigen gleichwohl einen oszillierenden Aktionsstrom [3]).

4. Bei indirekter Reizung des Muskels mit Wechselströmen stimmen die Oszillationen des Aktionsstromes nur bis zur Frequenz von 90 pro Sekunde mit denen des Reizes überein. Bei höheren Reizzahlen stellen sich die Oszillationsfrequenzen des Aktionsstromes auf niedrigere Werte ein [4]).

5. Die maximale EMK des Aktionsstromes kann größer sein als die des Verletzungsstromes [5]). Sanderson und Gotch fanden am Gastrocnemius die beiden Werte zu 84 und 40 Millidaniell, am Sartorius dagegen zu 25 und 29.

Bezüglich des zweiten Punktes liegen allerdings von d'Arsonval [6]) und Parsons [7]) Angaben vor, nach welchen gedehnte Muskelabschnitte positiv sein sollen gegen ungedehnte. Burch und Hill, welche die Versuche mit aller Sorgfalt wiederholten [8]), haben indessen die Dehnung elektromotorisch völlig unwirksam gefunden, und machen es wahrscheinlich, daß die früheren Angaben auf Versuchsfehlern beruhen. Zu demselben Ergebnis sind später auch Schenck und Horsch gekommen [9]).

Über den Einfluß der Spannung auf den Aktionsstrom sind die Ergebnisse der Forscher vielfach sich widersprechend. Während E. du Bois-Reymond [10]) und R. du Bois-Reymond [11]), unter gewissen Bedingungen (partielle Isometrie) auch Jensen [12]) ebenso wie Sanderson (s. oben) die Spannung ohne Einfluß fanden, wächst nach Lamansky [13]) und Bernstein „mit dem Steigen der Arbeitsleistung bei zunehmender Belastung auch die Größe der Gesamtschwankung" [14]). In diesem Sinne sprechen auch Beobachtungen von Fano und Fayod, die die Aktionsströme des Schildkrötenvorhofs bei Spannung zunehmen sahen [15]), sowie die Erfahrung, daß die sekundäre Wirksamkeit des Muskels durch Spannung erhöht wird [16]). Letztere Angaben sind um so bemerkenswerter, als der Verletzungsstrom durch Dehnung abnimmt [17]). Nach Schenck und Amaya finden bei der Dehnung des kontrahierten Muskels zwei einander entgegengesetzte Einflüsse auf die negative Schwankung statt:

---

[1]) Proc. physiol. Soc. Journ. of Physiol. **11**, XIV, 1890; Proc. Roy. Soc. **48**, 14; Zentralbl. f. Physiol. **4**, 185; Journ. of Physiol. **18**, 148, 1895; ferner A. Durig, Arch. f. d. ges. Physiol. **97**, 475, 1903; man vgl. hierzu auch Bernstein, ebenda **67**, 207, 1897. — [2]) Journ. of Physiol. **23**, 352, 1898. — [3]) Ebenda **18**, 142, 1895. — [4]) Ebenda **18**, 144, 1895. — [5]) Sanderson u. Gotch, ebenda **12**, XLIII, 1891. — [6]) Arch. de physiol. norm. et pathol. (5) **1**, 460, 1889. — [7]) Proc. physiol. Soc., 15. Febr. 1892. — [8]) Journ. of Physiol. **16**, 319, 1894. — [9]) Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 352, 1900. — [10]) Untersuch. **2**, 65 ff., 1849. — [11]) Zentralbl. f. Physiol. **11**, 33, 1897; **12**, 145, 1898. — [12]) Arch. f. d. ges. Physiol. **77**, 107, 1899. — [13]) Ebenda **3**, 193, 1870. — [14]) Ebenda **67**, 362, 1897. — [15]) Arch. ital. de biol. **9**, 143, 1888. — [16]) Meissner u. Cohn, Zeitschr. f. rad. Med. (3), **15**, 27, 1862; Biedermann, 18. Mitt., Sitzungsber. d. Wien. Akad. **92** (3), 142, 1885. — [17]) E. du Bois-Reymond, Untersuch. **2**, 129, 1849.

1. Eine auf der rein mechanischen Gestaltsveränderung bestehende Wirkung, die in einer Zunahme der Schwankung besteht.

2. Eine durch Beeinflussung des Kontraktionsprozesses bedingte Abnahme der Schwankung[1]).

Demgemäß sind die Erfolge einer Dehnung sehr wechselnd. Schenck faßt die Ergebnisse seiner Versuche wie folgt zusammen[2]):

1. Abnahme des Muskelstromes. Diese erfolgt bei Dehnung des ruhenden Muskels, ferner des tetanisierten Muskels, der schon ermüdet ist oder von vornherein eine geringe negative Schwankung liefert.

2. Zunahme des Muskelstromes. Sie ist zu beobachten bei Dehnung des unermüdeten tetanisierten Muskels, der eine erhebliche negative Schwankung liefert.

Die Erklärung seiner und der früheren Beobachtungen findet Schenck in dem Satze: „Der Betrag der Abnahme des Ruhestromes bei der Einzelschwankung wird im Anfangsteile der Schwankung durch größere Spannung vergrößert, im Endteile vermindert". Ein rascheres Abfallen der Schwankungskurve bei isometrischem Verfahren ist auch von Jensen in der Regel gesehen worden[3]). Hingegen findet Fleischer[4]) keinen deutlichen Einfluß der Arbeitsleistung auf die negative Schwankung, erblickt aber darin keinen Widerspruch mit den Annahmen Schencks. Die letzte Untersuchung des fraglichen Problems rührt von Bernstein und Tschermak her[5]). Sie kommen zu folgenden Schlüssen: „Die lokale (wie die allgemeine) Dauerbelastung oder Dauerspannung versetzt den Muskel in einen Zustand, in welchem er bis zu einer gewissen Grenze auf einen maximalen Reiz hin mit einer an Gipfelhöhe wie Flächeninhalt größeren negativen Schwankung und mit erhöhter Zuckungsarbeit reagiert, und zwar wächst mit dem Grade der Dauerbelastung die Arbeit verhältnismäßig rascher, erreicht aber erst später ihr Maximum. Die verstärkte mechanische Leistung selbst, wie sie bei isometrischem Verfahren als vermehrte Spannung, bei isotonischer Belastungszuckung als (vermehrte) mechanische Arbeit auftritt, ist mit einer Abnahme und wohl auch Verkürzung der negativen Schwankung verknüpft." Die Frage kann noch nicht als geklärt gelten.

Über Punkt 3 der Sandersonschen Ergebnisse liegen ältere Beobachtungen vor von Bernstein[6]), der den Muskel (des Kaninchens) mit dem Stethoskop behorchte, während der Nerv chemisch gereizt wurde. Es trat ein dem natürlichen Muskelton entsprechendes rollendes Geräusch auf. v. Frey reizte die Nerven von Kaltfröschen mit dem konstanten absteigenden Strom und leitete den Muskel zum Telephon oder Capillar-Elektrometer ab. In beiden Fällen ließ sich durch Ohr oder Auge die Diskontinuität des Erregungsvorganges nachweisen, während der mechanisch registrierte Tetanus völlig glatt verlief[7]). Die Wirksamkeit des Muskels auf den Nerven eines sekundären Präparates war, wie v. Frey in Übereinstimmung mit Friedrich[8]) beobachtete, unsicher. Sekundärer Tetanus trat nur dann auf, wenn der primäre unregelmäßig war. Die Beobachtungen Wedenskis[9]), der den Froschmuskel bei chemischer Reizung seines Nerven mit dem Telephon behorchte, stimmen mit denen Bernsteins überein.

Über den Ritterschen Öffnungstetanus hat Buchanan einige Mitteilungen gemacht. Der von dem aufsteigenden konstanten Strom durchflossene Nerv wurde am Orte der Anode möglichst erregbar gemacht durch Auflegen von Kochsalzkristallen oder durch lokale Abkühlung. Die Aktionsströme der nach der Öffnung auftretenden tetanischen Muskelverkürzungen wurden photographiert. Die Ströme waren stets oszillierende, die Oszillationsfrequenzen etwa 40 bis 80 in der Sekunde, und zwar zeigte der Sartorius niedrigere Frequenzen als der Gastrocnemius.

---

[1]) Sitzungsber. d. physikal.-med. Ges. Würzburg 1895; Arch. f. d. ges. Physiol. **68**, 317, 1896; ebenda **70**, 101 u. 121, 1898. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. **63**, 344, 1896. — [3]) A. a. O. S. 135. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **79**, 360, 1900. — [5]) Ebenda **89**, 289, 1902. — [6]) Ebenda **11**, 195, 1875. — [7]) Arch. f. Physiol. 1883, S. 43. — [8]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. **72**, 416, 1875. — [9]) Arch. f. Physiol. 1883, S. 322.

Die eingehendste Untersuchung der Frage rührt von Garten her[1]). Unter Anwendung vorzüglicher Hilfsmittel gelang es ihm die Aktionsströme zu photographieren, die infolge der Anlegung eines Muskelquerschnittes bei Einleitung eines konstanten Stromes in den Muskel und bei der Schließungs- und Öffnungsdauererregung der Nerven (des Kaltfrosches) im Muskel entstehen. Alle diese Aktionsströme sind, sofern es sich um gut reizbare Präparate handelt, oszillierender Natur, mit einer sehr nahe übereinstimmenden Frequenz von etwa 100 in der Sekunde bei Zimmertemperatur. Diese Übereinstimmung trotz der Verschiedenheit der Reizungsart macht es wahrscheinlich, daß es sich um einen dem Muskelgewebe eigentümlichen Rhythmus handelt, eine Annahme, die an Glaubhaftigkeit gewinnt durch die sogleich zu erwähnende Erfahrung, daß der Muskel sich auch dann auf diesen Rhythmus einstellt, wenn er vom Nerven aus mit sehr frequenten Wechselströmen tetanisiert wird. Die Zahl der Oszillationen ist bei der Querschnittsanlegung und der direkten Reizung durch den konstanten Strom gering (5 bis 6 mit abnehmender Amplitude), bei indirektem Schließungstetanus viel größer.

In eine Dauerverkürzung mit oszillierendem Aktionsstrom von merklich gleicher Frequenz wie die oben genannten, gerät auch der wasserarme Muskel auf einen einzelnen Induktionsreiz[2]).

Der durch die mechanische Erschütterung bedingte Muskelton bei indirekter Reizung mit Wechselströmen ist zuerst von Helmholtz an menschlichen Muskeln gehört worden. Er fand ihn bis zur Frequenz von 240 in der Sekunde mit der Wechselzahl des Reizes übereinstimmend[3]). Bernstein, der zur Reizung seinen akustischen Stromunterbrecher verwendete, hörte bei direkter Muskelreizung am Kaninchen einen gleich hohen Muskelton deutlich bei 418, leiser bei 561 und 748 Schwingungen und nur unbestimmte Geräusche bei 1056 sec. Dieselbe Reizfrequenz auf den Nerven angewendet, gab einen um eine Quinte bis Oktave tiefer liegenden Ton.

Nach Kronecker und Stirling[4]) wird von dem indirekt gereizten Muskel ein Ton von 180 Schwingungen pro Sekunde mit seiner charakteristischen Klangfarbe reproduziert.

Lovén[5]), der auf die drohenden Fehlerquellen aufmerksam macht, hat bei indirekter Reizung der Kaninchenmuskeln mit 880 Unterbrechungen in der Sekunde keine höheren Töne als 440 Schwingungen pro Sekunde hören können, und diese nur bei schwachen Reizen; bei stärkeren Reizen wird der Ton undeutlich oder verschwindet ganz. Dasselbe gilt für kleinere Wechselzahlen, bei denen ebenfalls, solange die Reize schwach sind, ein Muskelton in der tieferen Oktave auftritt. Hier gelingt es aber, durch Verstärkung des Reizes den verschwundenen Muskelton wieder hervorzurufen, der aber dann von gleicher Höhe ist wie der Reiz. Es ist der Darstellung Lovéns nicht zu entnehmen, ob es sich im letzteren Falle um ein physiologisches oder physikalisches Phänomen handelt. Letzteres ist nicht ausgeschlossen, da der Körper des Tieres und der des Beobachters, wenn sie durch eine nicht zu dicke isolierende Schicht getrennt sind, wie ein Kondensator wirken und Lovén gezeigt hat, daß rhythmische Ladungen und Entladungen eines solchen akustisch wahrnehmbar sind.

Bernstein und Schönlein verwendeten an Stelle des Stethoskopes das Telephon und konnten mit demselben, bei Ausschluß von Stromschleifen, einen dem Unterbrecher gleichen Muskelton bis zu 700 Schwingungen in der Sekunde wahrnehmen. Wurde ein zweites Telephon zur Reizung des Nerven benutzt, so ließ

---

[1]) Abhandl. d. Ges. d. Wissensch. Leipzig **26**, 321, 1901. — [2]) Durig, Arch. f. d. ges. Physiol. **97**, 457, 1903. — [3]) Wissensch. Abhandl. **2**, 928. — [4]) Arch. f. Physiol. 1878, S. 33. — [5]) Ebenda 1881, S. 363.

sich Höhe und Klangfarbe des gesungenen Tones aus dem Muskelton wieder erkennen [1]).

Wedenski [2]) hat dann auf den verschiedenen Klangcharakter des physikalischen und physiologischen Tones hingewiesen und auf die große Vergänglichkeit des letzteren, namentlich bei starker Reizung. Die Beobachtungen Lovéns wurden von ihm bestätigt und insofern erweitert, als bei hohen Reizfrequenzen von 2500 und mehr pro Sekunde überhaupt kein Ton, sondern nur ein hauchendes Geräusch auftritt.

Übereinstimmung der Oszillationsfrequenz zwischen Unterbrecher und Muskelstrom bis zu 100 Schwingungen pro Sekunde hat Martius mit Hilfe des Capillar-Elektrometers beobachtet [3]). V. Stern [4]), der auch die Literatur sehr vollständig bringt, hat mit Reizfrequenzen von 16 bis 548 gearbeitet. Er benutzte einen von S. Exner konstruierten Induktor, der eine stetige Änderung der Frequenz gestattete, und behorchte den Muskel mit dem Stethoskop. Er findet bei Reizung vom Nerven aus am frischen Präparat (Kaninchen) den Muskelton unisono mit dem Reiz zwischen 36 und 365 Schwingungen, unterhalb 36 höher, über 365 tiefer als die Reizfrequenz. Statt eines Tones können auch zwei oder drei, sowie Geräusche auftreten; letztere namentlich am ermüdeten Muskel.

Eine sehr gründliche und sorgfältige Untersuchung ist der Frage von Buchanan gewidmet worden [5]). Als Reizapparat diente nach dem Vorgange von Roth [6]) ein Mikrophon, das in den Kreis der primären Spirale aufgenommen war und durch Stimmgabeln oder Pfeifen angeregt wurde. Die Aktionsströme des indirekt gereizten Muskels wurden vom Hilus und vom abgeschnürten Ende zum Capillar-Elektrometer abgeleitet und photographisch verzeichnet; sie waren demnach einphasig (negative Schwankungen des Verletzungsstromes). Der Aktionsstrom war bei Reizung mit frequenten Wechselströmen teils kontinuierlich, teils oszillierend, letzteres besonders bei frischen Muskeln und bei nicht zu hoher Frequenz. Übereinstimmung in der Zahl der Oszillationen zwischen Reiz und Muskel ließ sich am sichersten bei 100 Schwingungen erzielen. Bei dieser Frequenz traf in der Regel auf jede ganze Schwingung des Erregers eine, bei höherer Temperatur auch zwei Schwankungen des Muskelstromes. Die Verdoppelung des Rhythmus war sehr häufig bei den niederen Frequenzen. Bei höheren Reizfrequenzen fand zuweilen noch Einstimmigkeit (sogar bis 270 Schwingungen) statt; meist zeigte aber der Muskel das Bestreben, sich auf einen selbständigen, aber selten ganz regelmäßigen Rhythmus von 60 bis 120 Schwingungen pro Sekunde einzustellen, eventuell in der Weise, daß jede zweite, dritte usw. Schwingung des Unterbrechers von einer negativen Schwankung begleitet war. Diese mehr oder weniger regelmäßigen Rhythmen traten auch bei dem Ritterschen Öffnungstetanus auf. Die Verfasserin betrachtet demgemäß auch die Wechselströme hoher Frequenz als kontinuierliche Reize, auf die der Muskel mit seinem eigenen Rhythmus antwortet. Von Wichtigkeit ist ferner der Nachweis, daß auch bei relativ niederen Frequenzen die Oszillationen fehlen können und der Muskelstrom nur eine stetige negative Schwankung zeigt. Die Bedingungen für das Auftreten dieser Erscheinung sind noch nicht genauer bekannt, doch wird sie anscheinend durch gewisse Reizfrequenzen, erhöhte Temperatur und wiederholte Inanspruchnahme des

---

[1]) Sitzungsber. d. naturf. Ges. Halle 1881. — [2]) Arch. f. Physiol. 1883, S. 310. — [3]) Arch. f. Physiol. 1883, S. 583. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 82, 34, 1900. — [5]) Journ. of Physiol. 27, 95, 1901. — [6]) Ebenda 42, 91, 1888.

Muskels begünstigt. Ob es sich hier wirklich um einen kontinuierlichen Erregungsvorgang handelt, oder nur um einen Mangel an Übereinstimmung in den Rhythmen der einzelnen Muskelfasern, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Letztere Auffassung ist jedenfalls nicht haltlos angesichts der Tatsache, daß die Oszillationen, falls sie vorhanden sind, selten auch nur für Bruchteile einer Sekunde einen konstanten Rhythmus einhalten, und daß sie mit oszillationsfreien Zeiten abwechseln können.

Die Erfahrung, daß durch Wechselströme Dauerregungen mit nicht oszillierender negativer Schwankung vorkommen, ist von Bedeutung für das Verständnis der elektromotorischen Erscheinungen am veratrinisierten Muskel. Biedermann hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die in Veratrinkontraktur befindlichen Faserstellen (bei lokaler Vergiftung) eine andauernde Negativität aufweisen[1]). Die anscheinend oszillationsfreie Natur derselben ist dann mit Hilfe des Capillar-Elektrometers von Schenck[2]), B. Sanderson[3]) und Garten[4]) festgestellt worden. Die gleiche Beobachtung machte auch Buchanan. Immerhin fand sich unter den 15 geprüften Muskeln einer, der Andeutung einer oszillierenden Negativität erkennen ließ (vgl. l. c. S. 153). Bei länger dauernder Beobachtung und wahrscheinlich höheren Giftdosen kommen dagegen rhythmische Verstärkungen der Veratrinkontraktur anscheinend regelmäßig vor, wie Biedermann zuerst angegeben hat[5]). Neuerdings sind derartige Erscheinungen von Santesson[6]) und in Form periodischer Schwankungen des Verletzungsstromes auch von Henze[7]) gesehen worden. Die Oszillationsfrequenz ist 30 bis 40 in der Stunde.

Ob die lang anhaltende oszillationsfreie Negativität einer in Ammoniakdauerverkürzung befindlichen Muskelstelle[8]) als eine Form kontinuierlicher Erregung aufzufassen ist oder als ein Zeichen oberflächlicher Schädigung des Muskels, verbunden mit verändertem Quellungszustand bzw. reversibler (chemischer) Starre, läßt sich mangels aller Unterlagen gegenwärtig nicht entscheiden.

Sehr großes Interesse knüpft sich an die Frage nach der Natur der willkürlichen, reflektorischen oder überhaupt durch Vermittelung nervöser Zentren ausgelöster Muskelzusammenziehungen.

Für die diskontinuierliche Natur der anhaltenden willkürlichen Kontraktion sprach zunächst das von Wollaston, Haughton und Helmholtz näher untersuchte Muskelgeräusch[9]). Weitere Beweise hat Brücke aus einer Reihe von mechanischen Eigentümlichkeiten der Willkürbewegungen geschöpft[10]). Kronecker und Hall fanden die Dauer, selbst der kürzesten Willkürbewegung für eine einfache Zuckung zu lang[11]). Horsley und Schäfer stellten durch Aufschreibung der Muskelverkürzung fest, daß bei Reizung der Hirnrinde, des Stabkranzes, bei direkter oder reflektorischer Erregung des Rückenmarks und ebenso im epileptischen Anfall eine oszillierende Bewegung stattfindet mit einem (nicht regelmäßigen) Rhythmus von im Mittel 10 Schwingungen in der Sekunde. Zu im wesentlichen übereinstimmenden Resultaten sind Schäfer, Canney und Tunstall[12]) und gleichzeitig v. Kries[13]) gekommen, als sie die Verdickung willkürlich erregter menschlicher Muskeln verzeichneten. Letztere Beobachtungen wurden von Griffith weitergeführt[14]), der das Verhalten verschiedener Muskeln bei wechselnder

[1]) 5. Mitt., Sitzungsber. d. Wien. Akad. 81 (3), 107, 1880. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 63, 337, 1896. — [3]) Proc. Roy. Soc. 64, 59, 1899; Schäfers Textb. 2, 425, 1900. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. 77, 505, 1899. — [5]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 82 (3), 268, 1880. — [6]) Zentralbl. f. Physiol. 16, 225, 1902; Skand. Arch. f. Physiol. 14, 1 u. 430, 1903. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. 92, 459, 1902. — [8]) Schenck, ebenda 63, 335, 1896. — [9]) Wissensch. Abhandl. 2, 924 u. 928. — [10]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 75 (3), 1877. — [11]) Arch. f. Physiol. 1879, Suppl. S. 10. — [12]) Journ. of Physiol. 7, 111, 1886. — [13]) Arch. f. Physiol. 1886, Suppl., S. 1. — [14]) Journ. of Physiol. 9, 39, 1889.

Spannung und Anstrengung untersuchte. Trotz kleiner Schwankungen im Rhythmus der Impulse wurde das Vorhandensein einer normalen mittleren Innervationsfrequenz in der oben angegebenen Höhe bestätigt. Ähnliche Resultate erhielt Herringham[1]).

Anders lauten die Befunde von Limbeck[2]), Haycraft[3]) und Stern[4]). Am weitesten von den vorstehenden Angaben weichen ab die Ergebnisse von Limbeck, der bei jeder Art der Erregung, selbst bei reflektorischer, die (allerdings nur in engen Grenzen variierbare) Frequenz des Reizes vom Muskel reproduziert fand. Nach Haycraft und insbesondere nach Stern kommt dagegen in geringem Grade dem Muskel, in etwas weiterem Maße den nervösen Zentren die Fähigkeit zu, den Rhythmus des Reizes umzuwandeln. Innerhalb gewisser Grenzen (beim Muskel zwischen 36 und 360, beim Rückenmark zwischen 172 und 244, beim Großhirn zwischen 34 und 68) ist der (stethoskopisch behörte) Muskelton unisono mit dem Reize (Stern). Wird der Rhythmus umgewandelt, so geschieht das immer in Oktavensprüngen nach oben oder unten.

Die Aktionsströme des Strychnintetanus sind mit Hilfe des Capillar-Elektrometers zuerst von Lovén beobachtet worden[5]). Er sah auf der Höhe der Vergiftung in den andauernd zusammengezogenen Muskeln eine Reihe von elektrischen Schwankungen ablaufen, die er zu 8 pro Sekunde schätzte. Die Richtigkeit dieser Schätzung bewies er dadurch, daß er sowohl den strychninisierten Muskel, wie einen hiervon sekundär erregten ihre Verkürzungen aufschreiben ließ, deren Rhythmus zu 7,5 bis 9 in der Sekunde festgestellt wurde[6]). Dieselbe Zahl von Oszillationen fand sich auch bei kräftigen, anscheinend willkürlichen, Bewegungen des unvergifteten Tieres.

Bernstein und Schönlein[7]) vernahmen mit dem Telephon von den Muskeln des strychninisierten Kaninchens einen tiefen, singenden Ton, müssen also mit wesentlich rascherem Rhythmus zu tun gehabt haben. Nach Wedenski[8]) gleicht der Schalleindruck mehr einem Rauschen oder Hauchen; die Schwingungszahl pro Sekunde beträgt 36 bis 40[9]).

Im Gegensatz hierzu erhielt v. Kries bei der Wiederholung der Versuche Lovéns genau die gleichen Ergebnisse wie dieser: Zu Beginn der Giftwirkung einzelne hohe und im Verhältnis zu künstlich erregten Zuckungen langdauernde Ausschläge des Capillar-Elektrometers; während der langandauernden Tetani regelmäßige große Schwankungen von anfangs rascherem (8 bis 9 pro Sekunde), später langsamerem Rhythmus bis herab zu 3 bis 4[10]). Noch deutlicher als in der Beschreibung treten diese Eigentümlichkeiten in den später durch v. Kries veröffentlichten Photogrammen hervor[11]). Ähnlich lauten die Angaben von Delsaux[12]).

Limbeck[13]) hat mit dem von ihm geübten graphischen Verfahren die langsamen Oszillationen des Strychninkrampfes zur Darstellung bringen können und sie beim Frosch zu 3 bis 9 (mit der Dauer des Tetanus an Frequenz abnehmend), beim Kaninchen 10 bis 19 (im Laufe des Tetanus zunehmend) bestimmt.

Auch hier haben die Arbeiten von Burdon-Sanderson und Buchanan zu einer wesentlichen Erweiterung der Kenntnisse geführt[14]). Auf Grund ihrer zahlreichen Beobachtungen unterscheiden sie am strychninisierten Froschmuskel drei Arten reflektorischer elektrischer Tätigkeit. 1. Einfache kürzer oder länger dauernde tetanische Schwankungen; 2. dieselben mit aufgesetzten kürzeren Schwingungen, die ebenfalls tetanischer Natur sind; 3. selbständige Reihen kurzer Schwingungen, die im Laufe des Krampfanfalls an Frequenz abzunehmen pflegen.

---

[1]) Journ. of Physiol. **11**, 478, 1890. — [2]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **25**, 171, 1889. — [3]) Journ. of Physiol. **11**, 352, 1890; Zentralbl. f. Physiol. **4**, 131 u. 153. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **82**, 34, 1900. — [5]) Nordiskt med. Ark. **11**, No. 14, 1879. — [6]) Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1881, S. 113. — [7]) Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Halle, 8. Mai 1881. — [8]) Arch. f. Physiol. 1883, S. 323. — [9]) Arch. de physiol. norm. et pathol. 1891, p. 58. — [10]) Arch. f. Physiol. 1884, S. 370. — [11]) Ebenda 1895, S. 130. — [12]) Trav. du lab. de L. Fredericq **4**, 89, 1892; Arch. de biol. **12**, 573. — [13]) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. **25**, 181, 1889. — [14]) Proc. Roy. Soc. **64**, 56, 1899; Journ. of Physiol. **27**, 95, 1901.

In der Regel antwortet ein gegebener Muskel nur auf eine der drei Arten, seltener ist ein Muskel zu zwei oder allen drei Reflexformen befähigt. Die Frequenz der kurzen Schwankungen oder Schwingungen ist 4 bis 12 in der Sekunde, wodurch die Angaben von Lovén und v. Kries Bestätigung finden. Neu ist dagegen, daß diese Schwingungen in sehr vielen Fällen (aber nicht in allen) kleinere Oszillationen aufweisen in der dem Froschmuskel eigenen Periodik von 43 bis 90 in der Sekunde. Der Befund ist geeignet, die tetanische Natur der fraglichen Schwingungen sicherzustellen und die bisher sich anscheinend widersprechenden Ergebnisse der telephonischen und elektrometrischen Beobachtungen in Einklang zu bringen. Daß es andererseits auch Strychninkrämpfe gibt, welche die raschen Oszillationen nicht oder nur vorübergehend aufweisen, ist nach den weiter oben mitgeteilten Erfahrungen über die Aktionsströme des künstlich (indirekt) tetanisierten Muskels nicht verwunderlich.

Eine Darstellung der Aktionsströme willkürlich innervierter menschlicher Muskeln mit den neueren Hilfsmitteln ist anscheinend nicht versucht worden. Hermann[1]) untersuchte sie, wie oben geschildert, bei künstlicher Reizung mit dem Rheotom und fand, daß sie kein Dekrement besitzen. Ihr Verlauf bei künstlicher Reizung ist oben geschildert worden.

Wertvolle, wenn auch nicht immer leicht zu deutende Aufschlüsse über gewisse Eigentümlichkeiten der Aktionsströme bietet die sekundäre Erregung. Da sie nur eine besondere Form der elektrischen Erregung ist, so wird sie wie diese von der Steilheit und Intensität der Schwankung abhängen. Dieser Voraussetzung entspricht die Erfahrung, daß die sekundäre Erregung nur von dem frischen Muskel mit Sicherheit gelingt, während sie am ermüdeten Muskel leicht versagt. Trotzdem bleibt es auffallend, wie bald die sekundäre Erregung (und ebenso der Muskelton) bei längerem Tetanisieren verschwindet, auch wenn die Zusammenziehung des primären Muskels noch recht kräftig ist. Hierfür kann kaum die Abnahme der elektromotorischen Wirksamkeit der einzelnen Fasern verantwortlich gemacht werden, vielmehr ist nicht unwahrscheinlich, daß der Ablauf der Erregung und ihre Rhythmik in den einzelnen Fasern jene Übereinstimmung verliert, die im Beginn der Reizung vorhanden sein dürfte. Zu dieser Vermutung, der schon Brücke durch den Vergleich von Peloton- und Salvenfeuer einen anschaulichen Ausdruck verliehen hat[2]), ist auch Garten gekommen auf Grund der Erfahrung, daß bei dem Schließungstetanus eines indirekt gereizten Muskels der Aktionsstrom nur anfangs einen einigermaßen regelmäßigen Rhythmus zeigt[3]). Buchanan fand die Reaktion eines mit frequenten Wechselströmen direkt gereizten Muskels ganz besonders veränderlich. Häufig ließ sich dann durch Verschiebung der reizenden Elektroden die ursprüngliche Reaktion wieder herstellen[4]).

Diese Beobachtungen lassen es nicht unverständlich erscheinen, daß die sekundäre Erregung leichter gelingt bei indirekter als bei direkter Erregung des primären Muskels, und daß im letzteren Falle die Lage der physiologischen Kathoden von ausschlaggebender Bedeutung ist[5]).

Von den verschiedenen Einwirkungen, durch die (indirekt) Tetanus des primären Muskels hervorgerufen werden kann, rhythmische elektrische oder

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 16, 194, 1877. — [2]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 75 (3), 1877. — [3]) A. a. O. S. 398. — [4]) A. a. O. S. 129. — [5]) Biedermann, 10. Mitt., Sitzungsber. d. Wien. Akad. 87 (3), 81, 1883; Elektrophysiol. S. 354 ff.; v. Uexküll, Zeitschr. f. Biol. 28, 540, 1891.

mechanische Reizung, Schließung bzw. Öffnung von Kettenströmen, chemische Reizung, reflektorische Erregung durch das strychninisierte Rückenmark, sind die beiden ersteren weitaus die wirksamsten, oder richtiger, die fast allein wirksamen, sofern ein sekundärer Tetanus erzielt werden soll[1]). Gerade von den beiden erstgenannten Reizmitteln darf aber angenommen werden, daß sie die nebeneinander liegenden Fasern des primären Nerven und Muskels weit sicherer zu einer regelmäßigen Folge synchroner Aktionsströme veranlassen werden als die letzteren, unter welchen die von Kühne sekundär stets unwirksam befundene chemische Reizung wohl die unregelmäßigsten Resultate gibt. Neben der Gleichzeitigkeit der Erregung in den einzelnen Fasern des primären Präparates kommt für die sekundäre Wirksamkeit auch der zeitliche Verlauf des einzelnen Erregungsanstoßes in Betracht[2]). Daß ein Strychnintetanus, entgegen den Angaben Friedrichs, sekundär nicht unwirksam zu sein braucht, lehren die Beobachtungen Lovéns, der die von ihm gefundenen langsamen elektrischen (und mechanischen) Oszillationen (etwa 8 pro Sek.) am sekundären Muskel wiederfand[3]). Auch du Bois-Reymond scheint ähnliches gesehen zu haben[4]). In der Regel tritt bei den in zweiter Linie genannten Reizarten, ebenso aber auch bei rhythmischer elektrischer Reizung am ermüdeten Muskel, wenn es überhaupt zu einer sekundären Wirkung kommt, die sekundäre Zuckung zu Beginn der Reizung auf[5]), eventuell neben dieser „Anfangszuckung" auch eine „Endzuckung"[6]). Auch die Tatsache, daß die Art der Lagerung des sekundären Nerven auf dem primären Muskel für den Erfolg von geringer Bedeutung ist, daß insbesondere auch ein querliegender Nerv sekundär erregt werden kann, ist kaum anders zu deuten als durch die Ungleichartigkeit der Erregungsphasen in den berührten Fasern, so daß auch innerhalb eines Muskelquerschnittes Potentialdifferenzen auftreten müssen.

Eine ausführliche Erörterung widmet Kühne der Frage, warum der zuckende Muskel in seiner natürlichen Lage nicht benachbarte oder ihn durchziehende Nerven sekundär erregt. Geschähe dieses, so wäre eine geordnete Innervation ausgeschlossen. Die Möglichkeit einer „autosekundären" Erregung kann allerdings heute nicht mehr in Abrede gestellt werden, nachdem Kuliabko einen derartigen Fall mitgeteilt hat[7]). Freilich handelt es sich hierbei um künstliche Reizung hoch empfindlicher Kaltfrösche; aber es erscheint nicht ausgeschlossen, daß die sehr trägen und krampfartigen spontanen Bewegungen dieser Tiere auf einer abnormen Ausbreitung zentraler Erregungen beruhen. Ob unter gewöhnlichen Umständen (Warmfrösche) die geringere Erregbarkeit der Nerven im Verein mit den sie umgebenden Bindegewebshüllen und Lymphräumen ausreichen, um ihre Immunität gegen die Aktionsströme der eigenen Muskeln zu sichern, läßt sich gegenwärtig so wenig wie zu Kühnes Zeiten beantworten. Vor allem ist, wie schon oben

---

[1]) Hering u. Friedrich, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 72 (3), 413, 1875; Kühne, Heidelb. Untersuch. 3, 1, 1880. — [2]) Man vergleiche die auf S. 514 erwähnten Beobachtungen von v. Fleischl u. v. Kries. — [3]) Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1881, S. 113. — [4]) Untersuch. 2 (1), 515. — [5]) du Bois-Reymond, a. a. O.; Morat u. Toussaint, Arch. de physiol. norm. et pathol. (2), 4, 156, 1877. — [6]) Schönlein, Arch. f. Physiol. 1882, S. 347. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. 86, 619, 1901.

bemerkt, über die Aktionsströme willkürlicher Bewegungen zu wenig bekannt und eine Identifizierung derselben mit den bei der Strychninvergiftung auftretenden Erscheinungen kaum erlaubt, da es sich im letzteren Falle um abnorme Vorgänge handelt. Die bisher gewonnenen Verdickungskurven willkürlich erregter menschlicher Muskeln und die dumpfen rollenden Geräusche, die sie begleiten, lassen die Deutung zu, daß gerade bei dieser Art der Erregung die Unabhängigkeit benachbarter Fasern in bezug auf den Eintritt und den Rhythmus der elektrischen Schwankungen eine besonders große ist. Die Annahme, daß schon die Einzelerregung und Schwankung bei der natürlichen Innervation einen gedehnteren Verlauf besitzt als bei künstlicher [1]), kann daneben immer noch zu Recht bestehen. Sie ist aber nicht mehr nötig zur Erklärung der von Lovén und v. Kries beobachteten gröberen Schwankungen des Strychnintetanus, nachdem durch Buchanan die kürzeren ihnen aufgesetzten Oszillationen entdeckt worden sind.

Eine merkwürdige, erst durch Biedermann völlig sicher gestellte Begünstigung der sekundären Erregung findet durch Dehnung des primären Muskels statt [2]). Die Deutung der Erscheinung ist, wie schon dieser Autor hervorhebt, schwierig. Die Angaben über Verstärkung der Aktionsströme durch Dehnung sind strittig. Es ist denkbar, daß durch die Dehnung die innere Abgleichung der Aktionsströme erschwert wird, da mit der Verlängerung des Muskels und der gleichzeitigen Verkleinerung seines Querschnittes eine andere Verteilung der Zwischenflüssigkeit stattfinden muß, speziell die Zwischenräume zwischen den Fasern kleiner werden müssen. Ob diese Formänderung genügt, die kräftigere Wirkung des gedehnten Muskels nach außen zu erklären, muß dahingestellt bleiben. Wichtig für jeden Deutungsversuch ist die Beobachtung Biedermanns, daß nach dem Aufhören der Dehnung die Wirkung derselben noch kurze Zeit, wennn auch in rasch abnehmendem Grade, fortbesteht [3]).

Die örtliche Verminderung der Zwischenflüssigkeit, sei sie durch Pressen des Muskels (Kühne [4]) oder durch einen gewissen Grad von Austrocknung herbeigeführt (Biedermann [5]), gibt Veranlassung zu einem sehr auffallenden Verhalten der Muskeln. Außer gesteigerter Erregbarkeit, die namentlich am vertrocknenden Muskel sehr deutlich ist und ihn zu tetanischer Reaktion auch auf momentane Reizung geneigt macht, zeigen solche Muskeln bei jeder Art der Erregung sehr kräftige sekundäre Wirkung auf angelegte Nerven; die Erregung einzelner Fasern bleibt nicht wie am normalen Muskel auf diese beschränkt, sondern breitet sich auf die benachbarten Fasern bzw. den ganzen Muskel aus. Endlich springt die Erregung leicht von einem Muskel auf einen zweiten und auch auf weitere über, wenn diese zusammengepreßt sind oder sich, im Fall vertrocknender Muskeln, mit nicht zu kleiner Fläche berühren. Es kann daher infolge einer ganz lokalen, leisen Berührung zu ausgebreiteten, kräftigen und langdauernden Krämpfen kommen. Diese Erscheinungen sind als sekundäre Erregung von Muskel auf Muskel bekannt. Der Verdacht auf eine Mitwirkung des Nervensystems läßt sich durch Curare

---

[1]) v. Kries, Arch. f. Physiol. 1884, S. 368. — [2]) Sitzungsber. d. Wien. Akad. **87** (3), 66, 1883; Elektrophysiol. S. 352. — [3]) A. a. O. S. 77. — [4]) Zeitschr. f. Biol. **24**, 383, 1888; **26**, 203, 1890. — [5]) 23. Mitt., Sitzungsber. d. Wien. Akad. **97** (3), 145, 1888.

beseitigen, das die Ausbreitung der Krämpfe nicht aufhebt. Dagegen wird sie, wie Kühne gezeigt hat, durch die dünnste metallische Schicht (Goldblatt) zwischen den Muskeln verhindert, wodurch bewiesen ist, daß die Übertragung der Erregung durch die Aktionsströme geschieht. Ein anderer Weg, die beschriebenen Erscheinungen herbeizuführen, bietet sich in der Injektion kleiner Mengen Glycerins in den Rückenlymphsack von Fröschen [1]).

VIII. Theorien der Kontraktion.

Es erübrigt noch in aller Kürze der Versuche Erwähnung zu tun, die Eigenschaften des tätigen Muskels in größerer oder geringerer Vollständigkeit zusammenzufassen oder zu „erklären" durch bestimmte Annahmen über seine Beschaffenheit und über die Veränderungen, die sich im Gefolge der Erregung in ihm abspielen. Es versteht sich von vornherein, daß keine dieser Theorien sich anmaßt, erklären zu wollen, wie der Reiz an den erregbaren Teilen des Muskels angreift und welche Umsetzungen zerlegender und aufbauender Art durch ihn veranlaßt sein mögen. Es wird stets als gegeben vorausgesetzt, daß durch den Reiz eine gewisse Menge chemischer Energie verschwindet und dafür äquivalente Mengen anderer Energieformen zutage treten. Gegenstand der Diskussion ist lediglich die Frage, was für Transformationen stattfinden.

Geht man von dieser Fragestellung aus, so lassen sich sämtliche bisher aufgestellte Theorien in zwei Gruppen teilen. Die Theorien der einen Gruppe setzen voraus, daß die freiwerdende chemische Energie zunächst vollständig als Wärme auftritt und daß dann ein Bruchteil derselben sich in mechanische Arbeit umwandelt. Zu dieser Gruppe gehören die pyroelektrische Theorie von G. E. Müller und die Quellungstheorie von Engelmann, wenigstens in ihrer ursprünglichen Fassung. Die andere Gruppe von Theorien geht von der Vorstellung aus, daß nur ein Teil der verlorenen chemischen Energie in Wärme übergeht, während der andere Teil unmittelbar zur mechanischen Arbeitsleistung dient. Hierher gehört die Theorie von Fick mit den verschiedenen von Schenk vorgeschlagenen Modifikationen, die Koagulationstheorie von Hermann und die auf den Erscheinungen der Oberflächenspannung fußenden Theorien von Verworn, Blix und Bernstein [2]).

Sehr weit ins einzelne durchgeführt, wenn auch nur in qualitativer Weise, ist die Theorie von G. E. Müller. Auf ihr fußend und unter Anwendung der Prinzipien der Mechanik und Thermodynamik hat Riecke eine Anzahl quantitativer Übereinstimmungen nachzuweisen gesucht [3]). Die Theorie von Müller findet sich auszüglich mitgeteilt in den Göttinger Nachrichten vom 20. März 1889 und in ausführlicher, aber unvollendeter Darstellung in dessen Monographie „Theorie der Muskelkontraktion" **1**, Leipzig 1891 [4]). Die Theorie von G. E. Müller stellt einen sehr ernsthaften und scharfsinnig durchdachten Versuch dar, eine große Zahl von Tatsachen der Muskelphysiologie in ökonomischer Weise zusammenzufassen. Die Doppelbrechung der anisotropen Scheiben wird (wie bei Brücke) bezogen auf die geordnete Einlagerung kleiner doppeltbrechender Kristalle (Disdiaklasten) in das Gerüstwerk des Sarkoplasma, das sich mit dem Muskelsaft im Quellungsgleichgewicht befindet. Durch die Erregung werden im Muskelsaft wärmebildende Prozesse entfacht, die Temperatur der kleinen Kristalle steigt, ihre Pole werden entgegengesetzt elektrisch geladen und ziehen sich in der Längsrichtung an, während sie sich in der Querrichtung abstoßen. Mit dieser Spannungsänderung im Gerüstwerk des Muskels geht eine Störung des Quellungsgleichgewichts einher, der zufolge die Menge des freien Muskelsaftes vermindert, die des (zwischen den Disdiaklasten) gebundenen Saftes vermehrt wird. Diese „Nachquellung" wirkt wie eine die Ver-

---

[1]) Langendorff, Arch. f. Physiol. 1891, S. 480. — [2]) Hierher gehört wohl auch die Theorie von E. Montgomery, Arch. f. d. ges. Physiol. **25**, 497, 1881. — [3]) Ann. d. Phys. u. Chem., N. F. **49**, 430, 1893. — [4]) Man vergleiche auch des Verfassers Autoreferat in den Gött. gel. Anz. 1891, Nr. 16.

kürzung des Muskels unterstützende Kraft. In bezug auf die Verwertung dieser Theorie zur Erklärung einer großen Zahl von mechanischen Eigenschaften des tätigen Muskels muß auf das Original verwiesen werden.

Die Theorie von Engelmann stützt sich auf die Erscheinungen der „thermischen Quellung“. Es ist eine Anzahl von faserig gebauter Substanzen bekannt (Fibrin, Bindegewebe, Sehnen, Knochen u. a.), die bei Erwärmung sich in der Faserrichtung verkürzen und bei Abkühlung ihre anfängliche Länge wieder vollkommen erreichen. Sehr gut läßt sich, wie Engelmann fand, diese Eigenschaft an Darmsaiten zeigen. Die bei Erwärmung und Abkühlung einer solchen Saite auftretenden Bewegungserscheinungen besitzen manche Ähnlichkeit mit der Muskelverkürzung[1]). Nach Coleman[2]) sollen durch die Wärme kleine, ellipsoide Vakuolen des Muskels ihr Volum vergrößern und sich der Kugelgestalt nähern.

Diese Theorien, welche Muskelarbeit aus Wärme entstehen lassen, haben sich mit der Tatsache abzufinden, daß der ökonomische Koeffizient oder der Wirkungsgrad der als Kreisprozeß gedachten Muskeltätigkeit unverhältnismäßig groß ist gegenüber den auftretenden Temperaturdifferenzen. Bei dem umkehrbaren Kreisprozeß von Carnot beträgt der Wirkungsgrad, für eine Temperaturdifferenz von 100^0 zwischen Erwärmen und Kühler, 0,268 oder rund $^4/_{15}$, was dem maximalen Wirkungsgrade des Muskels ungefähr gleichkommt; die im Muskel bei der Zuckung auftretenden Temperaturdifferenzen beziffern sich dagegen auf Tausendstel eines Grades. Nun hat allerdings Engelmann darauf hingewiesen, daß die gemessene Muskeltemperatur ein Mittelwert ist, und daß an den Orten der Wärmebildung, die vielleicht nur einen kleinen Bruchteil des Muskels ausmachen, die Temperatur höher sein muß und vielleicht so hoch steigt, daß die nötige Temperaturdifferenz gegeben ist. Demgegenüber hat A. Fick[3]) die Notwendigkeit betont, daß nicht etwa nur einzelne Verbrennungsherde, sondern die ganze die mechanische Arbeit vollbringende Masse des Muskels den fraglichen Temperaturfall erleiden muß, wenn überhaupt der Gedankengang von Carnot auf den Muskel angewendet werden soll. Dazu kommt, daß die Temperaturdifferenz von 100^0 für den gegebenen Wirkungsgrad nur dann genügt, wenn die Muskeltätigkeit als ein umkehrbarer Kreisprozeß betrachtet werden darf, was für den durch die Erregung bedingten Auslösungsvorgang jedenfalls nicht gilt und für die sich anschließenden Vorgänge so lange zweifelhaft bleibt, als ihre Natur nicht näher bekannt ist. Ist der Prozeß nicht umkehrbar, so sind im allgemeinen noch größere Temperaturdifferenzen erforderlich. Es muß als äußerst unwahrscheinlich gelten, daß die empfindlichen Teile des Warmblütermuskels eine so hoch über der normalen liegende Temperatur auch nur kurze Zeit ungeschädigt ertragen könnten.

Das Gemeinsame der anderen Gruppe von Hypothesen besteht darin, daß sie „die chemischen Anziehungskräfte im Sinne des Muskelzuges geordnet unmittelbar mechanisch zur Wirkung kommen“[4]) lassen. Die Unterschiede bestehen nur in der näheren Ausführung des Gedankens, in dem als wirksam gedacht werden entweder die Affinität in bestimmter Weise räumlich verteilter Atome[5]), oder die Umordnung der Moleküle infolge Änderung des Aggregatzustandes[6]), osmotische Kräfte[7]), Oberflächenspannungen allein[8]) oder zusammen mit chemischen Anziehungen[9]). Die allgemeine Berechtigung dieser Art von Theorien ist von A. Fick mit klaren Worten ausgesprochen worden[10]), indem er zeigte, daß nur durch der-

---

[1]) Engelmann, Über den Ursprung der Muskelkraft, Leipzig 1893, 1. u. 2. Ausgabe; man vgl. ferner Arch. f. d. ges. Physiol. **23**, 571, 1880 u. Sitzungsber. Akad. Berlin 1906. — [2]) Über die Muskelbewegung, Berlin 1890 (Weber). — [3]) A. Fick, Arch. f. d. ges. Physiol. **53**, 606, 1893; **54**, 313, 1893; Ges. Schrift **2**, 390, 399. — [4]) Fick, Arch. f. d. ges. Physiol. **53**, 611, 1893. — [5]) Pflüger, ebenda **10**, 329, 1875; A. Fick, ebenda **53**, 611, 1893. — [6]) Gerinnungstheorie von Hermann, Handb. d. Physiol. **1**, 250, 1879. — [7]) Mac Dougall, Journ. of Anat. and Physiol. **32**, 187, 1897. — [8]) d'Arsonval, Arch. de physiol. norm. et pathol. (5) **1**, 460, 1889; A. Imbert, ebenda (5) **9**, 289, 1897; Gad, Arch. f. Physiol. 1893, S. 170; Blix, Skand. Arch. **5**, 182, 1894; Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. **80**, 220, 1900. — [9]) Verworn, Bewegung der lebendigen Substanz, Jena 1892. — [10]) Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit, Leipzig 1882, S. 157.

artige Annahmen der im Verhältnis zu dem zulässigen geringen Temperaturfall so günstige Wirkungsgrad des Muskels erklärt werden kann. In einer späteren Schrift[1]) hat dann Fick zur Erläuterung der Darstellung ein Schema entworfen, wie man sich die Wirkungsweise geordneter chemischer Kräfte denken könne, das logisch möglich, aber „vielleicht grundfalsch ist"[2]). Eine nähere Anpassung dieser bzw. der Pflügerschen Anschauungen an die verschiedenen Äußerungen der Muskeltätigkeit hat Schenck in einer Reihe bereits oben zitierter Arbeiten versucht.

Die vorgenannten Theorien stellen sich im wesentlichen die Aufgabe, auf Ähnlichkeiten zwischen gewissen physikalischen oder chemischen Vorgängen und der Muskeltätigkeit hinzuweisen und letztere dadurch dem Verständnis näher zu bringen. In der Regel erstreckt sich die Ähnlichkeit nur auf einzelne Äußerungen der Muskeltätigkeit, insbesondere auf die mechanische Leistung. Eine größere Zahl von Vergleichspunkten liefert (abgesehen von der Theorie G. E. Müllers) die Gerinnungshypothese Hermanns, was leicht verständlich ist, weil sie zwei verschiedene Modifikationen desselben Gebildes, den erregten und den erstarrten Muskel, zueinander in Parallele bringt. Die Aufstellung quantitativer Beziehungen ist aber auch hier nur in sehr beschränktem Maße möglich; überdies hat die Gerinnungshypothese durch neuere Untersuchungen über die Starreverkürzung lebender und abgestorbener Muskeln nicht an Wahrscheinlichkeit gewonnen[3]).

Bezüglich der Ableitung der Muskelkraft aus Änderungen der Oberflächenspannung hat Bernstein den Nachweis versucht, daß unter Zugrundelegung gewisser Annahmen über den Bau des Muskels für die Muskelkraft Werte von der erforderlichen Größenordnung gewonnen werden können[4]), was er verneinen zu sollen glaubt für jene Erklärungen, die auf osmotische oder Quellungskräfte zurückgreifen[5]). In bezug auf letztere fehlen aber zur Zeit noch die physikalischen Unterlagen für eine abschließende Beurteilung.

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **53**, 606, 1893. — [2]) Ebenda **54**, 313, 1893. — [3]) Vgl. v. Frey, Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1905, S. 37. — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **85**, 271, 1901. — [5]) Ebenda **109**, 323, 1905.

Allgemeine Physiologie der glatten Muskeln

von

R. du Bois-Reymond.

Anmerkung des Herausgebers: Die Bearbeitung dieses Abschnittes hat nach dem Tode des Herrn Prof. P. Schultz Herr Prof. R. du Bois-Reymond übernommen und im wesentlichen im Sinne von P. Schultz durchgeführt. N.

---

1. Bemerkungen über den Bau der glatten Muskeln.

Die allgemeine Muskelphysiologie hat von jeher fast ausschließlich die Eigenschaften der quergestreiften Skelettmuskeln, vor allem des Frosches, untersucht, und die Ergebnisse dieser Arbeiten sind in einer umfangreichen Literatur niedergelegt. Demgegenüber stellt die Physiologie der glatten Muskeln ein eng begrenztes und viel weniger bearbeitetes Feld dar.

Übrigens ist mit der Untersuchung dieser beiden Muskelarten das Gesamtgebiet der allgemeinen Muskelphysiologie durchaus nicht erschöpft. Selbst wenn man sich auf die Physiologie des Menschen beschränkt, bietet sich bekanntlich in Gestalt des Herzmuskels eine Abart der gestreiften Muskulatur dar, die in mancher Beziehung an die glatten Muskeln erinnert. Vollends in der Tierreihe finden sich zahlreiche Beispiele von Muskelarten, die als Zwischenformen zwischen glatten und gestreiften Muskeln erscheinen. In der quergestreiften Muskulatur selbst hat man mehrere Arten von Fasern mit verschiedenen Eigenschaften unterschieden. Streng genommen darf man also gar nicht schlechthin von den Eigenschaften der quergestreiften Muskeln reden, indem man etwa den Sartorius oder Gastrocnemius des Frosches als Typus aller quergestreiften Muskeln hinstellt. Es ist durchaus nicht unmöglich und im Gegenteil sogar wahrscheinlich, daß auch die dem quergestreiften Muskel gemeinhin als einheitliche Gewebsform gegenübergestellte glatte Muskulatur eine Anzahl von verschiedenen Abarten einschließt. Im menschlichen Körper dient die glatte Muskulatur der verschiedenen Organe so verschiedenen Zwecken, daß man versucht sein könnte, ganz bedeutende physiologische Verschiedenheiten anzunehmen.

Eingehendere Untersuchung vom Standpunkte der allgemeinen Muskelphysiologie ist aber bisher an wenigen Arten von glatten Muskeln vorgenommen worden: vornehmlich am Schließmuskel der Anodonta, am Ureter, am *Retractor penis* des Hundes und in neuester Zeit an der Muskelhaut des Froschmagens. Dabei haben sich keine so wesentliche Unterschiede ergeben, daß man nicht

die betreffenden glatten Muskeln als annähernd von gleichem Typus betrachten und deren Eigenschaften an den Muskelfasern des Froschmagens als an dem am bequemsten zugänglichen Material studieren könnte. Im folgenden wird überall, wo nichts anderes bemerkt ist, unter glattem Muskel der Muskel des Froschmagens verstanden.

Dieser eignet sich deswegen vorzüglich zur Untersuchung, weil er ausschließlich aus Ringfasern besteht. Indem man ein kurzes Stück aus der Mitte des Magens durch zwei Querschnitte isoliert, erhält man den sogenannten Magenring, der entweder an sich als doppelter Muskelstreif verwendet[1]) oder, nachdem er an einer beliebigen Stelle zur Achse des Magens parallel, also „längs" aufgeschnitten worden ist, als ein einziger aus parallelen Fasern bestehender Streifen untersucht werden kann. Es ist nur noch nötig, von der Innenseite die Schleimhaut abzuziehen.

Es läßt sich mikroskopisch zeigen, daß das so erhaltene Präparat wirklich aus einer einzigen Schicht parallelfaserigen Muskelgewebes besteht. Da mehrfach bezweifelt worden ist, daß dem Froschmagen die Längsmuskelschicht fehle, haben Schultz[2]) und Dixon[3]) Längsstreifen aus der Magenwand geschnitten und gezeigt, daß bei Reizung keine Längsverkürzung eintritt. Dieser Versuch beweist, daß man es mit einer nur in einer Richtung angeordneten Muskelmasse zu tun hat.

Es ist aber nicht zu vergessen, daß, wie unten ausführlicher dargelegt werden soll, das Magenpräparat nicht als eine bloße Anhäufung paralleler Muskelfasern anzusehen ist, sondern daß die zahllosen Muskelzellen, die es zusammensetzen, durch Bindegewebe vereinigt werden, das bei der Zusammenziehung vielleicht keine unwesentliche Rolle spielt. Dem interstitiellen Gewebe der glatten Muskeln kommt wegen der Kleinheit der Fasern jedenfalls größere Bedeutung zu als dem der gestreiften. Basler und Grützner[4]) haben durch histologische Untersuchung der glatten Muskulatur in ruhendem und gedehntem Zustande die außerordentlich wichtige Tatsache festgestellt, daß sich die Fasern, die im Ruhezustande in mehreren Schichten nebeneinander liegen, bei der Dehnung in einer einzigen Schicht ausbreiten, also ihre Lage gegeneinander beträchtlich ändern. Es muß dadurch auch, wenigstens bei höheren Dehnungsgraden, die Faserzahl auf dem Querschnitt des Präparates beträchtlich abnehmen. Diese Beobachtung ist geeignet, auf einen großen Teil der Angaben über die mechanischen Eigenschaften des glatten Muskels neues Licht zu werfen, ist aber in der heutigen Literatur noch nicht genügend gewürdigt.

Es sei hier noch in Kürze darauf hingewiesen, daß die glatte Muskulatur in chemischer Beziehung wesentliche Unterschiede gegenüber der gestreiften zeigt. Ein wässeriger Auszug aus glatten Muskeln zeigt dauernd alkalische Reaktion und zeigt erst bei Erhitzen über 50° Anzeichen von Fällung der Eiweißstoffe[5]), während der wässerige Auszug aus gestreifter Muskulatur

---

[1]) Dies Verfahren wendete Morgan, Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Halle, 1890 und nach ihm Winkler an. Paul Schultz bediente sich des aufgeschnittenen Ringes. — [2]) Dixon, The innervation of the frogs stomach. Journ. of Physiol. 1902. XXVIII, p. 37. — [3]) Arch. f. Physiol. 1897, S. 310. — [4]) Grützner, Die glatten Muskeln. Ergebnisse der Physiologie 3, 2, 78. — [5]) A. Kossel, nach Hoppe-Seyler, S. 669.

sauer ist und schon bei 45° Eiweißfällung gibt. Ferner ist der Wassergehalt [1]) der glatten Muskeln geringer als der der gestreiften.

Noch vor kurzem wurden die glatten Muskelfasern als „hüllenlose, spindelförmige Gebilde eines homogen erscheinenden Protoplasmas" mit einem stäbchenförmigen Kerne usw. beschrieben. Gestützt auf einige ältere Angaben von Engelmann, Schiefferdecker und Kölliker hat aber P. Schultz nachgewiesen, daß jede einzelne glatte Muskelfaser ein sehr dichtes Bündel von äußerst feinen Fibrillen darstellt. Diese Fibrillen sind nach 24 stündigem Fixieren in 10 proz. Salpetersäure, Abspülen in Wasser und Färbung in 0,05 proz. Osmiumsäure und 0,2 proz. Essigsäure zu gleichen Teilen an Zupfpräparaten zu erkennen und können auch durch Färben mit wässeriger Eosinlösung hervorgehoben werden. Die ganze Faser erhält durch die fibrilläre Struktur ein streifiges Aussehen, daher P. Schultz die Bezeichnung „längsgestreifte" Muskeln an Stelle des alten Namens: glatte Muskeln einzuführen versucht hat. Die Dicke der Fibrillen beträgt weniger als 1 μ, so daß die gewöhnliche mikroskopische Technik keine weiteren Einzelheiten an ihnen zu erkennen vermag. Die Muskelfasern selbst sind an verschiedenen Stellen desselben Tieres und bei den verschiedenen Tieren sehr verschieden groß, im Magen des Salamanders erreichen sie 1,1 mm Länge bei 0,02 mm Breite, während sie im Magen der Taube nur 0,12 mm Länge bei 0,005 mm Breite haben. Ihre Form hängt von den besonderen Bedingungen der Umgebung ab und entspricht in der Regel nicht dem gebräuchlichen Schema der Spindel, da sie im Querschnitt gewöhnlich entweder plattgedrückt oder polygonal erscheinen. Auch die Endigungen sind nicht glatte Spitzen, sondern lösen sich nicht selten in zwei oder mehr Ausläufer von wechselnder Gestalt und Länge auf.

Durch die Teilung und Verflechtung der Faserenden wie durch die Kleinheit der Fasern an sich erscheint das Gewebe der glatten Muskeln gleichsam verfilzt und viel enger zusammenhängend, viel dichter als das der gestreiften Muskeln, das sich viel leichter in die einzelnen Fasern auflöst. Ob zwischen den einzelnen Fasern, wie vielfach angenommen worden ist, protoplasmatische Verbindungen, „Intercellularbrücken", bestehen, ist eine offene Frage. Grützner, gestützt auf Scheffer und Kölliker, glaubt die angeblichen Brücken als Kunstprodukte erklären zu können, während Schultz mehrere solche Brücken abbildet (auf deren Form übrigens Grützners Erklärung kaum anzuwenden sein dürfte) und die negative Entscheidung der Frage fast unmöglich macht, indem er annimmt, es könne auch eine einzelne Fibrille den Zusammenhang zweier Fasern vermitteln.

Diese histologischen Bemerkungen sind der physiologischen Betrachtung unentbehrlich, vor allem, weil aus ihnen ersichtlich wird, weshalb die Eigenschaften der glatten Muskelfaser nur an Gewebsstücken untersucht worden sind, die viel weniger als etwa der Sartorius des Frosches den Bedingungen für Erforschung der Vorgänge in den einzelnen Muskelelementen entsprechen.

---

[1]) J. Munk, Arch. 1897, S. 334.

2. Die mechanischen Eigenschaften des glatten Muskels.

Die Tätigkeit der Muskeln äußert sich in ihrer Verkürzung oder durch eine Zunahme der Spannung, die eintritt, wenn ein tätiger Muskel an der Verkürzung gehindert ist. Da dabei zugleich eine Dehnung entsteht und auch der untätige Muskel durch Dehnung verlängert werden kann, wobei er sich elastisch verhält, so ist es zum Verständnis der Wirkungsweise des Muskels nötig, seine Dehnbarkeit und die dabei entwickelte Elastizität im ruhenden und tätigen Zustande kennen zu lernen.

Diese Untersuchung stößt bei der glatten Muskulatur auf mehrere teils vermeidliche, teils unvermeidliche Schwierigkeiten. Da, wie oben angegeben, stets größere Gewebsstücke untersucht werden müssen und die mit glatter Muskulatur versehenen Organe mit mehr oder minder reichen Nervennetzen versehen sind, muß deren Einfluß auf die Muskulatur ausgeschlossen werden können, ehe man hoffen darf, die mechanischen Eigenschaften der Muskeln an sich zu erforschen. Diese Bedingung läßt sich nach P. Schultz durch Betupfen des Präparates mit einprozentiger Atropinlösung erfüllen.

Mehrere Beobachter haben geglaubt, die elastischen Kräfte der Muskelfasern einfach durch die Drucke messen zu können, die in aus solchen Fasern bestehenden Hohlräumen bei verschiedener Füllung, also bei verschiedenem Dehnungsgrade der Fasern herrschen, ohne zu erkennen, daß bei dieser Anordnung ganz besondere und sogar recht verwickelte Bedingungen für das Verhältnis zwischen Druck und Spannung gegeben sind. Auf diese Verhältnisse ist an verschiedenen Stellen ausführlicher hingewiesen worden. Zur Untersuchung der Elastizität eignen sich eben viel besser als Organe von besonderer Form solche Präparate, die möglichst aus gleichlaufenden Muskelfasern bestehen, wie der Schließmuskel der Muschel oder ein Ausschnitt aus der Muskelhaut des Froschmagens. Am Schließmuskel hat denn auch Fick[1]) als erster die elastischen Eigenschaften der glatten Muskeln zu untersuchen unternommen, und er schildert die dabei auftretenden Schwierigkeiten mit folgenden Worten:

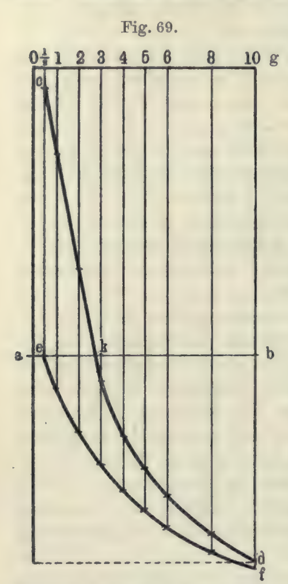
„Vor allem drängt sich bei Untersuchung des fraglichen Objektes die Erscheinung auf, daß verhältnismäßig überaus lange Zeiträume verstreichen, ehe ein dauerndes Gleichgewicht zwischen einer dehnenden Kraft und den elastischen Kräften des Muskels sich herstellt. Es ist sogar zweifelhaft, ob überhaupt jemals ein solches Gleichgewicht eintritt, wenigstens wenn die dehnende Kraft gewisse Grenzen überschreitet. Nach Stunden ist nämlich dies Gleichgewicht oft noch nicht hergestellt, und wenn dann endlich jede sichtbare Bewegung aufhört, so fragt es sich, ob angenommen werden darf, daß der Muskel nunmehr noch dasselbe ist, was er anfangs gewesen, nachdem er so lange Zeit unter ganz unnatürlichen Bedingungen (in der Luft statt im Wasser) zugebracht hat."

Dieser Beschreibung stimmen auch die späteren Untersucher zu, indem sie betonen, daß die „Nachdehnung" bei den glatten Muskelfasern eine besonders große Rolle spiele. Grützner[2]) hebt überdies hervor, daß die Verlängerung,

[1]) A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863. — [2]) P. Grützner, Die glatten Muskeln, in Asher und Spiro, Ergebnisse der Physiologie 3, 2 (1904).

soweit es sich um tätige Muskeln handelt, sich auch dadurch erklären läßt, daß nur ein Teil des Präparates wirklich in Tätigkeit sei. Dies Bedenken dürfte bei Dehnungsversuchen mit atropinisiertem Präparat nicht sehr schwer ins Gewicht fallen, dagegen könnten Grützners Beobachtungen über die Verschiebung der einzelnen Fasern eines Gewebsstückes gegeneinander zur Erklärung der allmählich zunehmenden Verlängerung heranzuziehen sein. Jedenfalls läßt sich unter diesen Umständen eine Dehnungskurve nur aufnehmen, indem man willkürlich bestimmt, wie lange die Last für jeden Punkt der Kurve einwirken soll. Diese Zeiträume müssen natürlich so bemessen sein, daß die Nachdehnung wenigstens annähernd zum Abschluß gekommen ist, und müssen deshalb mit wachsender Belastung immer länger genommen werden. Wenn man den Verlauf der Dehnung im ganzen verzeichnete, würde man eine Reihe einzelner erst steil, dann immer langsamer abfallender Kurven erhalten, die jede der Dehnung und Nachdehnung bei einer bestimmten Last entsprächen. Man kann dann die tiefsten Punkte aller dieser Einzelkurven in einer graphischen Übersicht vereinigt, wie es P. Schultz getan hat, als Dehnungskurve des glatten Muskels bezeichnen. Statt dieses Verfahrens kann man auch gleichmäßig und stetig wachsende Belastung anbringen, wozu verschiedene Apparate angegeben worden sind, und erhält dann eine in einem Zuge geschriebene Kurve, für die, weil sie in verhältnismäßig kurzer Zeit aufgenommen werden kann, die Nachdehnung kaum in Betracht kommt. Ihr Einfluß ist indessen daran deutlich erkennbar, daß man bei langsamer Zunahme der Belastung nahezu ebenso steile Kurven bekommt wie bei schneller, indem die geringere Zunahme der Last durch die Dauer der Einwirkung ausgeglichen wird. Bei allen diesen Kurven nimmt die Verlängerung mit wachsender Belastung immer mehr ab.

Fig. 69.



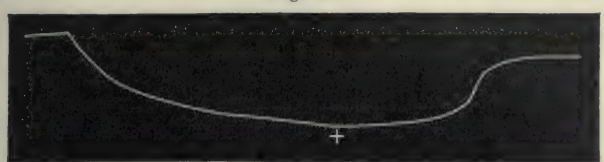
Graphische Darstellung der Dehnungsgrößen des ruhenden und tätigen Muskelpräparates, mit einzeln angehängten Gewichten in 4 Minuten Zeitabstand. Nach Schultz.

Die Entlastungskurve verläuft erst flach, dann plötzlich ansteigend, darauf wieder flacher. Daß dies mit der Nachwirkung der Dehnung in Zusammenhang steht, ist daran zu erkennen, daß bei schnellerem Ablauf des ganzen Vorganges diese Eigentümlichkeit nicht auftritt.

Die Dehnungskurve des Muskels in tätigem Zustande läßt sich auf die Weise konstruieren, daß man bei verschiedener Belastung reizt und jedesmal die Höhe verzeichnet, bis zu der die Last gehoben wird. Oder man kann auf das tetanisierte Präparat eine stetig zunehmende Last wirken lassen. In beiden Fällen ergibt sich, daß für die kleineren Lasten die Dehnbarkeit des

tätigen Muskels geringer, für die größeren größer ist als für den untätigen. Die Entlastungskurve entspricht der des ruhenden Muskels, indem erst nach beträchtlicher Verminderung der Last Verkürzung eintritt, die übrigens den Anfangszustand bei weitem nicht wieder herstellt.

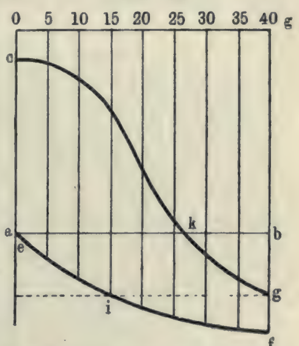
Fig. 70.



Dehnungs- und Entlastungskurve des Muskelpräparates bei gleichmäßiger Veränderung der Last. Nach Schultz.

Bei allen diesen Beobachtungen über die Dehnung von Präparaten aus Muskelgewebe darf nicht außer acht gelassen werden, daß neben den Muskelfasern selbst auch das im Muskelgewebe enthaltene Bindegewebe gedehnt wird. Das Bindegewebe stellt nach M. Heidenhain [1]) Längshüllen für die Fasern dar, die durch Quermembranellen miteinander verbunden sind. P. Schultz hat die Bedeutung dieser Struktur für die Mechanik der Kontraktion ausführlich erörtert, aber nur von dem Gesichtspunkte aus, ob die Elastizität des Bindegewebes die Kontraktion oder die Wiederausdehnung des Muskelgewebes unterstützen könne. Im Gegensatz zu M. Heidenhain kommt Schultz zu der Anschauung, daß das Bindegewebegerüst im erschlafften Muskel am stärksten gespannt sein muß und folglich die Kontraktion fördern wird. Diese Anschauung ist theoretisch überzeugend begründet und überdies durch Beobachtungen am gereizten und wieder erschlaffenden Muskel bestätigt. Nirgends läßt sich eine auf Wiederausdehnung gerichtete Wirksamkeit des Bindegewebes erkennen. Im Gegenteil verharrt ein gereiztes und sich selbst überlassenes Stück Froschmagen auch nach Ablauf der Kontraktion in der einmal angenommenen Verkürzungsstellung. Es lassen sich an den einzelnen Muskelfasern Querfältelungen unter dem Mikroskop zeigen, die beweisen, daß das Bindegewebe die Fasern im erschlafften Zustande zusammenhält und eine glatte Ausdehnung hindert. Demnach kann nur im verkürzten Muskel das Bindegewebe seine Ruhelage haben,

Fig. 71.



Graphische Darstellung der Dehnungsgrößen des ruhenden und tätigen Muskelpräparates bei gleichmäßig zunehmender Belastung. Nach Schultz.

[1]) M. Heidenhain, Struktur der kontraktilen Materie. Merkel und Bonnets Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch. 10 (1901).

es muß schon bei der Erschlaffung gespannt werden und mithin die Kontraktion unterstützen.

In noch viel höherem Maße muß die elastische Spannung des Bindegewebes bei den Versuchen über Dehnung des Muskelgewebes mitwirken. Während die Versuche über Dehnung quergestreifter Muskeln größtenteils unter Bedingungen arbeiten, die den physiologischen Verhältnissen durchaus nicht entsprechen, indem beispielsweise ein Muskel, der selbst bei den größten möglichen Gliederverrenkungen nicht über seine Ruhelänge gedehnt werden kann, durch angehängte Gewichte auf die anderthalbfache Länge gebracht wird, sind die mit glatten Muskeln versehenen Organe, wie Magen, Darm, Blase, normalerweise sehr starken Dehnungen ausgesetzt. Die Untersuchung der Dehnungskurven hat also hier eine viel größere, unmittelbar auf die normale Funktion zu beziehende Bedeutung. Nun ist kein Zweifel, daß bei der Dehnung die Elastizität des Bindegewebes stark beansprucht wird, und es ist die Frage, wie weit die Eigentümlichkeiten der Dehnungskurven aus diesem Gesichtspunkte zu erklären sind.

Es sei in diesem Zusammenhange nochmals auf die oben erwähnte Bemerkung Grützners verwiesen, die möglicherweise den Schlüssel zu manchen Fragen enthält, deren Lösung bisher nur in der Erforschung der Muskelfasern selbst gesucht worden ist. In der Physiologie der glatten Muskelfasern muß man stets im Gedächtnis behalten, daß Organstücke, nicht Elementargebilde wie die Primitivbündel der gestreiften Muskeln untersucht werden.

3. Reizung und Erregung des glatten Muskels.

Ebenso wie am lebenden oder überlebenden Tiere die träge Bewegung der glatten Muskeln viel weniger augenfällig ist als die rasche Zusammenziehung der Skelettmuskeln, schien auch lange Zeit hindurch deren Erregbarkeit eine viel geringere. Insbesondere nahm man an, daß die langsam arbeitenden glatten Muskeln nur auf lange dauernde Reizung reagierten. Dies mag zum Teil daran gelegen haben, daß die Reizung überhaupt in vielen Fällen unwirksam zu sein scheint, weil sie unter ungeeigneten Bedingungen vorgenommen wird. Wenn man beispielsweise einen Winterfrosch aus dem kalten Behälter in das geheizte Laboratorium oder Auditorium bringt und möglichst schnell ein Magenpräparat zur Demonstration anfertigt, so bewirkt die Temperaturänderung, daß das Präparat sich schon im kontrahierten Zustande befindet, so daß nur die stärksten Reizwirkungen daran noch eine weitere Wirkung hervorbringen können. Ferner aber ist allerdings ein großer Unterschied zwischen den Stromstärken, die bei kurz dauernder Reizung zur Erregung gestreifter und glatter Muskeln erforderlich sind.

Entgegen zahlreichen älteren Angaben ist in neueren Arbeiten unzweifelhaft festgestellt, daß die Erregbarkeit der glatten Muskeln sich nicht wesentlich von der der gestreiften unterscheidet, nur daß im allgemeinen stärkere Reize erforderlich sind.

Man muß unterscheiden zwischen der Reizung normaler Präparate, deren nervöse Elemente die Erregung vermitteln können, und der Reizung der Muskelfasern an sich. Welcher von beiden Fällen vorliegt, läßt sich nicht leicht mit Sicherheit unterscheiden. Es kommt auf die für die Untersuchung der

glatten Muskeln überhaupt sehr wesentliche Frage an, ob man annehmen darf, daß Mittel wie Atropin oder Curare die Nervenwirkungen aufzuheben vermögen, ohne die Leistungsfähigkeit der Muskelfasern zu beeinträchtigen. Diese Frage muß als unentschieden bezeichnet werden. In der vorliegenden Darstellung soll nach Paul Schultz angenommen werden, daß die mit einprozentiger Atropinlösung behandelten Präparate als entnervte normale Muskelfasergruppen anzusehen sind.

a) Mechanische Reizung.

Gegen mechanische Reize scheint die glatte Muskulatur ungemein empfindlich zu sein, da selbst leise Berührungen, wie Streichen mit einem Pinsel, an glattmuskeligen Organen Kontraktionen und selbst fortlaufende peristaltische Bewegung auszulösen vermögen. Diese Erscheinung ist aber nicht auf Erregung der Muskelfasern zurückzuführen, sondern auf Erregung der in ihnen enthaltenen Nerven, denn sie fällt fort, wenn die betreffenden Präparate mit Atropin behandelt sind. Stärkere mechanische Reize, Stoß, Quetschung, Schnitt, wirken dagegen auch auf das atropinisierte Präparat. Besonders wichtig ist für die Funktion der glatten Muskulatur in vielen Fällen, daß auch eine kurze, nicht zu starke Dehnung als mechanischer Reiz wirkt. Durch wiederholte Reize, wie sie durch den mechanischen Tetanomotor von Heidenhain hervorgerufen werden, wird eine Verstärkung und Verlängerung der Zusammenziehung bewirkt, ohne daß es zu einem eigentlichen Tetanus kommt.

b) Thermische Reizung.

Das Verhalten der glatten Muskeln gegen thermische Reize ist, wie oben angedeutet, für die Technik der Versuche von Bedeutung. In älteren Lehrbüchern findet sich die Angabe, daß die glatten Muskeln in dieser Beziehung besonders empfindlich sind, doch stellen sich in bezug auf die Wirkungsweise der Temperatur Widersprüche heraus, indem bald die Abkühlung, bald die Erwärmung als kontraktionserregend bezeichnet wird. Sertoli[1]) fand dann am *Retractor penis* des Hundes, daß eben die Änderung der Temperatur den Reiz bildet, und daß es also auf dasselbe hinauskommt, ob ein abgekühlter Muskel erwärmt oder ein warmer Muskel abgekühlt wird. Die Zusammenziehungen, die durch thermische Reizung hervorgebracht werden, sind außerordentlich stark und nachhaltig. Die Präparate reagieren noch auf Temperaturreize, wenn sie gegen elektrische Reizung schon unempfindlich geworden sind. Auch diese Vorgänge sind aber nicht auf die bloße Muskelerregung für sich allein zu beziehen. Mit Atropin oder Cocaïn behandelte Präparate verhalten sich vielmehr gegen die Temperaturänderungen ganz anders als solche, deren Nerven noch leistungsfähig sind. Atropinisierte glatte Muskeln verlängern sich bei Erwärmung ganz allmählich und verkürzen sich bei Abkühlung. Dies gilt für Warmblüter wie für Kaltblüter, nur daß die Warmblütermuskeln gegen Abkühlung empfindlicher sind.

---

[1]) Sertoli, Contributions à la physiologie générale des muscles lisses. Arch. ital. de biol. III, p. 16.

c) Chemische Reizung.

In bezug auf die chemische Reizung macht Paul Schultz darauf aufmerksam, daß bei dem Erfolge der Behandlung des Präparates mit verschiedenen chemischen Agenzien zwischen der aktiven Kontraktion des Muskels und der bloßen Zusammenziehung, die etwa auch durch Quellung oder Schrumpfung bewirkt sein könnte, unterschieden werden muß. Nach Schultz weicht das Verhalten der glatten Muskeln gegenüber chemischer Reizung in vielen Punkten erheblich von dem der gestreiften ab.

So sind eine Reihe von Säuren beim glatten Muskel unwirksam, während sie den gestreiften Muskel erregen. Als solche werden angegeben: Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure, Milchsäure. Diese Säuren töten selbst in stark verdünntem Zustande den glatten Muskel ab, ohne daß er in Erregung gerät. Salzsäure in Gasform wirkt stark reizend. Während Eintrocknen einen starken Reiz abgibt, ist Glycerin selbst in konzentriertem Zustande wirkungslos. Dagegen wirken die Alkalien, auch Ammoniakgas, stark erregend, die Kaliverbindungen zugleich stark schädigend auf die glatte Muskulatur. Kupfersulfat, Eisenchlorid, Bleiacetat, Silbernitrat erregen nicht. Bei Silbernitrat ebenso wie bei Alkohol kann eine Verkürzung auftreten, die aber als Schrumpfung zu deuten ist. Chloroform bringt bei lange dauernder Einwirkung ebenfalls eine Verkürzung hervor, bei der der Muskel in Starre verfällt und sich als abgestorben erweist.

In allen diesen Fällen ist vom Verhalten der Muskelfasern die Rede gewesen. Untersucht man nervenhaltiges Gewebe, so ergeben sich manche Ausnahmen, die auf der Beeinflussung der Nerven durch die betreffenden Substanzen beruhen. Paul Schultz hat ferner auch die Wirkung der als spezifisch geltenden Mittel, wie Secale, Koloquinten, Ricinus, Crotonöl, Physostigmin untersucht und kommt zü dem Ergebnis, daß sie nicht auf die Muskelsubstanz als solche wirken.

Vom Atropin und vom Nicotin nimmt Paul Schultz an, daß sie die Nerven lähmen, ohne die Muskelfasern zu schädigen.

Im Anschluß an die Angaben über chemische Reizung des Muskels mögen hier noch die Bemerkungen über die Einwirkung der chemischen Agenzien auf die Tätigkeit der glatten Muskeln angeführt werden. Winkler[1]) kommt zu dem allgemeinen Ergebnis, daß die glatten Muskeln in bezug auf die Verstärkung oder Abschwächung der Erregung durch chemische Mittel den gestreiften sich ähnlich verhalten. Bemerkenswert ist die Beobachtung von Paul Schultz[2]), daß Veratrinlösung weder die elektrische Erregbarkeit noch den Kontraktionsverlauf beeinflußt.

d) Lichtreiz.

Endlich ist zu erwähnen, daß man eine unmittelbare Erregbarkeit glatter Muskelfasern durch Lichtreiz, wenigstens für die Muskelfasern des *Sphincter iridis* vom Froschauge annehmen muß. An herauspräparierten kleinsten Irisstückchen, die aus nur 10 bis 15 Muskelfasern ohne erkennbare nervöse

[1]) H. Winkler, Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch. 71, 398, 1898. — [2]) P. Schultz, Die längsgestreifte Muskulatur der Wirbeltiere II. Arch. f. Physiol. 1897, S. 314.

Bestandteile zusammengesetzt waren, wurde, wenn sie in physiologischer Kochsalzlösung im Dunkeln gehalten worden waren, bei nachfolgender Belichtung mit direktem Sonnenlicht eine Kontraktionserscheinung wahrnehmbar. Diese Beobachtung von Guth[1]) widerlegt die Ansicht, daß die Lichtreaktion der abgetrennten Iris als eine Reflextätigkeit aufzufassen ist, und läßt sie als eine unmittelbare Lichtreaktion der glatten Muskeln erscheinen.

e) Elektrische Reizung.

Der Unterschied zwischen der Erregbarkeit der gestreiften und glatten Muskeln kommt natürlich am deutlichsten zum Ausdruck bei derjenigen Form der Reizung, die den Grad der Einwirkung am genauesten abschätzen läßt, nämlich bei der elektrischen Reizung.

Ältere Forscher glaubten, gegen kurz dauernde Stromstöße müßten sich die trägen glatten Fasern überhaupt unerregbar erweisen, und A. Fick[2]) durfte die von ihm zuerst beobachtete Tatsache, daß der glatte Schließmuskel von Anodonta auf denselben tetanischen Reiz, der den Frosch-Gastrocnemius in den heftigsten Starrkrampf versetzt, völlig unerregt blieb, ohne Bedenken der kurzen Dauer der einzelnen Stromstöße zuschreiben.

Auch spätere Beobachter fanden Induktionsschläge gegenüber der glatten Muskulatur der Säugetiere unwirksam.

Tatsächlich zeigt sich, daß verhältnismäßig sehr große Stromintensitäten erforderlich sind, um die glatte Muskulatur mit Einzelschlägen zu erregen. Das Schlitteninduktorium, mit einer Akkumulatorzelle von 2 Volt betrieben, muß auf wenige Centimeter Rollenabstand gebracht werden Es läßt sich aber bei solchen Intensitäten mit Sicherheit zeigen, daß auch das atropinisierte Präparat auf Momentreize reagiert.

Dabei ist, wie Paul Schultz gefunden hat, das Präparat, trotz des langsamen Verlaufes seiner Reaktion, gegen die feinsten Unterschiede in der Dauer der Reizung außerordentlich empfindlich. Schließungsschläge, die bekanntlich etwas längere Dauer haben als Öffnungsschläge, erweisen sich unwirksam, selbst wenn beim Rollenabstande Null zwei Akkumulatorzellen im primären Kreise sind. Bei wirksamen Öffnungsschlägen ist die Stärke der Zusammenziehung deutlich abgestuft, je nachdem die Schließung oder Öffnung des primären Kreises mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit bewerkstelligt wird. Wurde der gleiche Kontakt durch einen Stift des Pantokymographions geöffnet, der sich mit 75 cm Geschwindigkeit bewegte, so fiel die Kontraktion um 20 Proz. niedriger aus, als wenn der Stift mit 130 cm Geschwindigkeit bewegt wurde. Auch die Verzögerung des Induktionsschlages durch Einschieben von Eisen in die primäre Rolle machte sich sogleich in der Reizwirkung bemerkbar. Gegen Stromstöße von gleicher Stärke, deren Dauer sich im ganzen nach Tausendstel Sekunden bemißt, verhalten sich also die glatten Muskeln deutlich verschieden, je nachdem sie unmerklich steiler oder flacher ansteigen. In dieser Beziehung übertreffen sie ein empfindliches

---

[1]) E. Guth, Untersuchungen über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den *Sphincter pupillae* des Aal- und Froschauges, Pflügers Arch. 85, 118, 1901. — [2]) A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen, 1863, S. 23.

Galvanometer und ebenso das Nervmuskelpräparat bei weitem an Empfindlichkeit.

Zu diesen Angaben scheint die Bemerkung Grützners zu passen, daß der glatte Muskel sich gegen allmählich ansteigende oder abfallende Ströme empfindlicher erweist als gestreifte Muskeln oder deren Nerven, und daß infolgedessen ein sogenanntes „Einschleichen" des Stromes ohne Erregung beim glatten Muskel nicht vorkommt. Die Auffassung, zu der Grützner durch diese und andere Beobachtungen geführt wird, daß nämlich der Zeitdauer des Reizes ein besonderer Einfluß auf die Stärke der Erregung zukomme, steht dagegen zu der von Schultz im Widerspruch.

Im Anschluß an die Untersuchung der Erregung durch Induktionsströme hat Paul Schultz den Erregungsvorgang der glatten Muskeln bei Reizung durch Kondensatorentladungen untersucht und gefunden, daß sich die von Hoorweg für den gestreiften Muskel aufgestellten Sätze auch beim glatten Muskel bestätigen.

Bei abnehmender Kapazität des Kondensators muß, um eine minimale Erregung hervorzurufen, die Spannung immer höher genommen werden. Dabei ist dann eine immer geringere Elektrizitätsmenge im Spiel, die Summe der aufgewendeten elektrischen Energie hat aber für ein bestimmtes Verhältnis von Kapazität und Spannung ein Minimum. Vergleicht man nun dies Minimum seinem absoluten Werte nach mit den bei Versuchen an gestreiften Muskeln gefundenen Werten, so erhält man den genauen zahlenmäßigen Ausdruck für die oben angeführte Tatsache, daß viel stärkere Reize nötig sind, um glatte, als um gestreifte Muskeln zu erregen. Paul Schultz berechnet, daß für Minimalreizung seiner Froschmagenpräparate Energiemengen von rund 2000 Erg aufgewendet werden mußten, während für den Gastrocnemius Cybulski und Zanietowski[1]) 0,5 Erg als Minimum gefunden hatten. Dieser große Aufwand an Energie für die Reizung ist um so auffälliger, wenn man den Wert der in Gestalt von äußerer Arbeit daraus gewonnenen Energie damit vergleicht. Die Leistung des mit 2000 Erg gereizten Muskelstreifs betrug nicht einmal 100 Erg. Noch ungünstiger wird das Verhältnis bei stärkeren Reizen, indem für einen Aufwand von 25502 Erg nur 638 Erg Arbeit geleistet wurden. Es zeigt sich also hier im umgekehrten Sinne wie bei der gestreiften Muskulatur die Unabhängigkeit der Leistung von der Reizenergie.

Diese Beobachtungen legen, wie Schultz bemerkt, den Schluß nahe, daß die elektrische Reizung, zum mindesten die Momentanreize, vom adäquaten Reiz für glatte Muskeln erheblich abweichen müsse. Bei der Reizung mit dem konstanten Strom gilt zunächst wie beim gestreiften Muskel, daß nur Schließung und Öffnung, jede als ein einzelner Reiz, wirksam sind, während die Durchströmung an sich keinen Reiz bildet. Ferner gilt, wie Engelmann zuerst für den Ureter und später eine Reihe anderer Forscher auch für andere Arten glatter Muskeln nachgewiesen haben, das Gesetz der polaren Erregung, demzufolge bei der Schließung des Stromes die Erregung von der Kathode, bei der Öffnung von der Anode ausgeht.

---

[1]) Cybulski und Zanietowski, Über Anwendung des Kondensators zur Reizung des Nerven. Pflügers Arch. **56** (1894).

4. Die mechanische Leistung des glatten Muskels.

a) Die Zuckungskurve.

Ähnliche Schwierigkeiten wie bei der Untersuchung der Dehnbarkeit stehen der Untersuchung der Kontraktion der glatten Muskeln entgegen. Es ist eine noch umstrittene Frage, inwieweit die beobachteten Erscheinungen auf Nerveneinfluß bezogen werden sollen, oder inwieweit, wenn ein Mittel wie Atropin zur Ausschaltung der Nerventätigkeit benutzt wird, die Muskelfasern selbst dadurch beeinflußt werden. Außerdem ist der wechselnde Zustand der Muskelfasern durch sogenannte spontane Kontraktion, Spannung und Temperatur zu berücksichtigen, der eine große Mannigfaltigkeit der Versuchsergebnisse hervorbringen kann.

Als wesentlichste Eigentümlichkeit der Kontraktionen des glatten Muskels gegenüber denen des quergestreiften muß ihr verhältnismäßig langsamer Verlauf gelten. Der Vorgang, der bei gestreiften Muskeln nach Zehntelsekunden zu bemessen ist, nimmt bei den glatten Muskeln Minuten in Anspruch. Weder die Dauer noch die Form der Kontraktionskurve läßt sich aber genau bestimmen. Die Zusammenziehung bleibt nämlich oft ziemlich lange auf der erreichten Höhe stehen und fällt so langsam ab, daß der Endpunkt, bei dem die Ruhelänge wieder erreicht ist, nicht zu unterscheiden ist. Man kann deshalb bezweifeln, ob es überhaupt einen der Zuckung quergestreifter Muskulatur vergleichbaren Vorgang in den glatten Muskeln gibt, und ob nicht alle überhaupt beobachteten Zusammenziehungen vielmehr den Charakter der dauernden tetanischen Verkürzung oder gar der Kontraktur hätten. Es hängt natürlich mehr oder weniger von der Form des Reizes ab, ob man die eine oder die andere Anschauung für zutreffend halten wird. Zunächst wird man geneigt sein anzunehmen, daß diejenige Form der Zusammenziehung, die bei ganz kurz dauernder Reizung, am besten durch einen einzigen Öffnungsschlag auftritt, am ehesten mit der Zuckung des quergestreiften Muskels zu vergleichen ist. Die so erhaltenen Zuckungskurven zeigen zwar einen verhältnismäßig steilen Anstieg, der nur etwa 10 bis 15 Sekunden dauert, und einen ausgesprochenen Gipfel, der sich nur über wenige Sekunden erstreckt, aber ihr Abfall ist so langsam, daß er erst ganz allmählich im Laufe mehrerer Minuten in die Abszisse übergeht. Man kann deshalb die Vorstellung nicht von der Hand weisen, daß die recht starken Ströme, die bei kurz dauernder Reizung nötig sind, um überhaupt eine Zusammenziehung auszulösen, möglicherweise den Muskel so angreifen, daß eine Dauerkontraktion anstatt der eigentlichen Zuckung entsteht[1]).

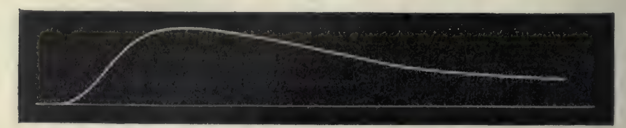
Diese Auffassung kann dadurch gestützt werden, daß man durch andere besondere Reizarten imstande ist, einen Kontraktionsverlauf zu erzielen, der dem des quergestreiften Muskels durchaus ähnlich ist. Solche Kurven ergeben sich nach Winkler bei Reizung des Magenpräparates mit der Stöhrerschen Induktionsmaschine, wenn nur ein Teil des Stromes von „etwa $^1/_4$ Sekunde“ Dauer zur Reizung benutzt wird. P. Schultz scheint anzunehmen, daß bei diesem Versuch eine doppelte Reizung durch zwei entgegen-

---

[1]) Vgl. Winkler, Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch. 71, 386 (1898).

gesetzte unmittelbar aufeinanderfolgende Ströme stattfindet. Sollte aber auch nur ein jäh eintretender und schnell abfallender Strom im Spiele sein, so würde sich aus dem oben über die Empfindlichkeit der glatten Muskeln gegen schnellen Wechsel der Stromstärke Gesagten die überraschend große

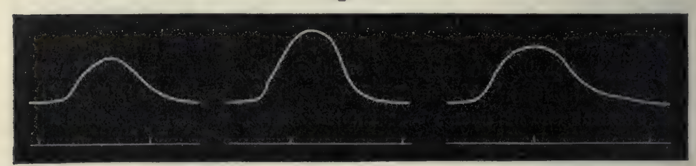
Fig. 72.



Zuckung bei einzelnem Öffnungsschlag. — Nach Schultz.

Wirkung der Stöhrerschen Maschine erklären, und eben aus der Stärke der Reizung auch die Steilheit der Kurven. Schultz sieht deshalb in der Ähnlichkeit des Kurvenbildes, das bei der Reizung glatter Muskeln mit der Stöhrerschen Maschine entsteht, und der gewöhnlichen Zuckungskurve des

Fig. 73.



Kontraktionsverlauf bei Reizung mit der Stöhrerschen Maschine. — Nach Winkler.

gestreiften Muskels keinen Beweis, daß der Erregungsvorgang in beiden Fällen der nämliche sei, sondern hält daran fest, daß diejenige Kurve, die durch die einmalige kurze Reizung eines Öffnungsschlages entsteht, als Zuckungskurve angesehen werden muß. Für diese Anschauung macht Paul Schultz folgende Gründe geltend:

1. Auf einen einzelnen Induktionsschlag gibt das Magenpräparat eine Kurve mit steilem Aufstieg und ganz allmählichem Abfall. Diese ist die normale Reaktion auf einen Momentanreiz und muß deshalb als die normale Zuckungskurve bezeichnet werden.

2. Die Zuckung einzelner Fasern, unter dem Mikroskop beobachtet, zeigt, soweit sich urteilen läßt, denselben Verlauf.

3. Die Reizung vom Nerven aus mit Einzelschlägen ergibt am *Detrusor* und an der *Membrana nictitans* der Säugetiere [1]) denselben Kurventypus.

4. Auch bei mechanischen Einzelreizen ergibt sich dieselbe Kurvenform.

5. Schließung und Öffnung des konstanten Stromes gibt ebenfalls dieselbe Kurvenform.

6. Die Kurven, die man bei Summation und Tetanus erhält, sind mit der angegebenen Form der Einzelzuckung in Einklang zu bringen.

---

[1]) Arch. f. Physiol. 1899, S. 352.

Nach alledem dürfte es vorläufig als das Richtigere erscheinen, mit Paul Schultz die durch den einzelnen Öffnungsschlag erzielte Kurve als die „Zuckungskurve“ des glatten Muskels anzusprechen und anzunehmen, daß der Verlauf der einmaligen momentanen Erregung eben die Form dieser Kurve hat.

Die Kurve beginnt mit einem Latenzstadium von mehreren Sekunden Dauer. Die wesentliche Eigentümlichkeit der Kurvenform ist, daß der Anstieg ziemlich steil, der Abfall äußerst langsam ist. Über die Form läßt sich nichts Näheres mit Bestimmtheit sagen, weil zu große Unterschiede in den verschiedenen Versuchen hervortreten. Im allgemeinen ist die Kurve des Anstiegs konkav, die des Abstiegs konvex gegen die Abszisse. Hier ist einzuschalten, daß die Zusammenziehung glatter Muskeln beim lebenden Warmblüter, wie sie von Lewandowsky an der *Membrana nictitans* des Kaninchens untersucht worden ist, einen viel kürzeren Verlauf zeigen kann. Die ganze „Zuckung“ kann hier in 5 Sekunden abgelaufen sein. Dabei ist aber das Verhältnis der Dauer des Anstiegs der Zuckungskurve zur Dauer des Abstiegs dasselbe wie beim Froschmagenpräparat, nämlich etwa 1 : 5. Dasselbe gilt von der Zusammenziehung des *Retractor penis* des Hundes mit 90 bis 20 Sekunden Dauer und dem *Detrusor vesicae* der Katze mit 45 Sekunden Dauer.

b) Die Hubhöhe.

Die Höhe der Kurve ergibt das Maß der Verkürzung des Muskelpräparates. Da natürlich ein längerer Muskelstreifen eine größere Verkürzung zeigt als ein kürzerer, muß die Verkürzung im Verhältnis zur Länge angegeben werden. Sie beträgt nach Paul Schultz bei geringer Belastung (1 g) und Reizung mit einzelnen Öffnungsschlägen im Mittel 45 Proz. der Ruhelänge des Präparates. Bei maximaler tetanischer Reizung steigt sie auf 60 Proz. im Mittel. Die maximale beobachtete Verkürzung beträgt 73 Proz.

c) Die Kraft und Arbeit bei der Zusammenziehung.

Die Kraft, mit der die Verkürzung vor sich geht, kann gemessen werden, indem man an das Präparat Gewichte hängt und ausprobt, welches Gewicht eben noch gehoben wird. Das gefundene Gewicht muß dann, weil ein dickerer Muskelstreif natürlich ein größeres Gewicht hebt, auf die Einheit des Querschnitts, nämlich 1 qcm, umgerechnet werden, um die absolute Kraft des Muskels zu erhalten. Man findet, daß die Kraft abnimmt, wenn der Muskel durch die angehängte Belastung gedehnt worden ist. Arbeitet man mit Überlastung, das heißt, ist die Last, solange der Muskel sie nicht anhebt, unterstützt, so daß keine Dehnung stattfinden kann, so erhält man höhere Werte für die Muskelkraft. Paul Schultz leitet hieraus den Satz ab, daß andauernde Dehnung die Kraft des Muskels beeinträchtigt. Es dürfte hier einzuwenden sein, daß Versuche am Froschmagen einen so allgemeinen Schluß auf die Eigenschaften des glatten Muskels nicht zulassen. Vielmehr könnte die von Grützner hervorgehobene Verschiebung der einzelnen Muskelfasern im Gewebe den gefundenen Unterschied erklären. Viel höhere Zahlen ergeben sich überdies aus Versuchen, in denen das Froschpräparat seine isometrische Kurve verzeichnete. Hier ist das Präparat nicht imstande, seine Länge merklich zu ändern, sondern es wird die bei fast völlig verhinderter

Zusammenziehung entstehende Spannung gemessen. Aus solchen Versuchen berechnet Paul Schultz die absolute Kraft des glatten Froschmuskels zu über 1 kg.

Von der Verkürzungsgröße und der Verkürzungskraft des Muskels hängt seine Arbeitsleistung ab. Für die glatte Muskulatur gilt wie für die gestreifte, daß bei konstanter Belastung die größte Arbeit bei einem mittleren Werte der Last geleistet wird, und daß, um das Maximum von Arbeit zu erreichen, die Belastung mit zunehmender Verkürzung abnehmen muß.

d) Einfluß der Spannung.

Bei der Schwierigkeit, schon die einfache Kontraktionskurve zu deuten, ist auch die Untersuchung der verschiedenen Veränderungen, die an der Kurve unter verschiedenen Bedingungen auftreten, Einwendungen ausgesetzt, so daß nur gewisse allgemeine Ergebnisse als feststehend angenommen werden können.

Die Belastung übt einen sehr merklichen Einfluß auf die Kurve aus, indem ihre wesentliche Eigenschaft, nämlich der langsame Abstieg, verschwindet. Zwar ist der absteigende Schenkel noch immer länger als der aufsteigende, aber der Abfall ist doch weit steiler als bei dem unbelasteten Muskel. Ferner läßt sich zeigen, daß ebenso wie beim quergestreiften Muskel die Leistung durch vorausgehende Dehnung erhöht wird. Dasselbe zeigt sich bei der isometrischen Zuckung.

e) Einfluß der Reizstärke.

Die Höhe der Zuckung ist von der Reizstärke in hohem Grade abhängig, und zugleich ändert sich die Schnelligkeit und Dauer der Bewegung. Die Kurve wird also bei zunehmender Reizstärke zugleich höher und steiler, und insbesondere wird der abfallende Schenkel kürzer und steiler. Bei Versuchsreihen dieser Art treten zwei Erscheinungen störend ein, die die angegebenen Veränderungen verdecken können: erstens nehmen bei wiederholten Reizungen die Zuckungen mitunter „Treppenform" an, so daß auch bei gleicher Reizstärke die Höhe und Steilheit zunimmt, zweitens wird mitunter die Zunahme durch Ermüdung des Präparates verhindert. Das wesentliche Ergebnis gelungener Versuchsreihen ist, daß die Größe der Zusammenziehung mit der Reizstärke fortdauernd zunimmt, aber in absteigendem Maße. Man kann also nicht wie beim quergestreiften Muskel eine bestimmte Grenze der „maximalen" Erregung finden, bei der weitere Verstärkung des Reizes unwirksam ist, sondern jede weitere Erhöhung der Reizstärke bringt auch eine, wenn auch noch so geringe Steigerung der Zuckungshöhe hervor. Die Kurve der zunehmenden Zuckungshöhen schließt sich also asymptotisch einer der Abszisse parallelen Linie an, deren Ordinaten der Höhe der Zuckung bei unendlich starkem Reiz entsprechen.

Ein zweiter wesentlicher Punkt ist die Verkürzung der Gesamtdauer des Kontraktionsvorganges, die hauptsächlich auf der schnelleren Wiederausdehnung beruht. Bei starken Reizen tritt auch hier ein störender Nebenumstand ein, der eine genauere Messung der Zeitverhältnisse unmöglich macht, daß nämlich nach nahezu maximalen Verkürzungen das Präparat seine Anfangslänge

nicht wieder annimmt, sondern einen „Verkürzungsrückstand" beibehält. Der schnellere Ablauf der Zusammenziehung spricht sich auch darin aus, daß bei stärkerer Reizung das Latenzstadium kürzer wird.

f) Reizsummation.

Die Höhe und Stärke der Zusammenziehung kann ferner, wie bei der gestreiften Muskulatur, durch Summation der Reizung vermehrt werden. Wenn vor Ablauf einer nahezu maximalen Einzelzuckung ein zweiter Reiz von gleicher Stärke einwirkt, so superponiert sich die zum zweiten Reiz gehörende Kurve auf die des ersten, und die Gesamthöhe fällt größer aus als die der maximalen Einzelzuckung. Weitere Reize können weitere Summation verursachen, bis die maximale Verkürzung im Tetanus erreicht ist, die, wie oben erwähnt, nach den Beobachtungen von Schultz 73 Proz. der Ruhelänge des Präparates betragen kann.

Beschränkt man die Untersuchung der Summationserscheinungen zunächst auf den Fall zweimaliger Reizung, so entsteht die Frage, in welchem Abstande die beiden Reize die größte Wirkung haben, und in welchem Abstande die kleinste. Paul Schultz hat gefunden, daß die Hubhöhe am größten ist, wenn die zweite Reizkurve vor dem Gipfel der ersten einsetzt. Beginnt die zweite Kurve dicht am Gipfel oder auf dem Gipfel selbst, so ist die erreichte Gesamthöhe niedriger. Beginnt die zweite Kurve im aufsteigenden Schenkel der ersten, so ist ebenfalls die Gesamthöhe nicht die größte mögliche, und sie ist um so kleiner, je früher die zweite Kurve einsetzt. Läßt man die zweite Reizung der ersten unmittelbar folgen, so erhält man demnach nur eine sehr geringe Steigerung der Hubhöhe. Selbst für Zeitabstände, die sich nach Zehntausendstel Sekunde bemessen, ist aber noch eine Steigerung der Hubhöhe durch den zweiten Reiz nachzuweisen. Ein Stadium, in dem sich der Muskel gegen den zweiten Reiz refraktär zeigte, existiert also nicht. Ebensowenig kommt der Fall vor, daß die summierte Zuckung geringer ausfiele als die Einzelzuckungen für sich.

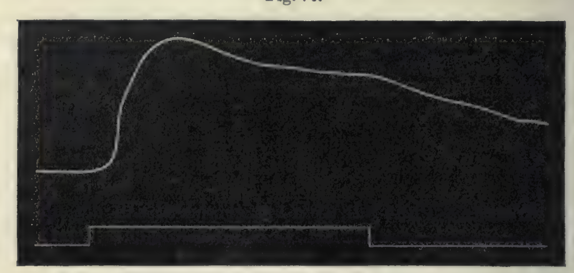
Es ist nun weiter zu untersuchen, wie sich das Muskelpräparat bei dauernd wiederholten Reizungen bei verschiedener Frequenz und Stärke der Reizung verhält. Beim Reizabstand 15 Sekunden steigt die Kurve in einer deutlich gezahnten Linie auf, es sind also noch alle Einzelzuckungen einzeln wahrnehmbar. Geht man zu 10 Sekunden Reizabstand oder weniger über, so erhält man eine glatte Kurve, bei der die Einzelreizungen verschwinden und ein Zustand besteht, der dem der tetanischen Zusammenziehung der gestreiften Muskeln zu vergleichen ist. Die Tetanuskurve der glatten Muskeln zeigt aber gegenüber der der gestreiften den großen Unterschied, daß sie mit einem breiten Gipfel unmittelbar in einen ziemlich steil abfallenden Schenkel übergeht. Dies gilt insbesondere für frequentere Reizung bei frischem Präparat. Bei Reizung mit 10 Sekunden Abstand am ermüdeten Präparat kann sich die Kurve, an der die Einzelerhebungen eben unmerklich geworden sind, längere Zeit auf der Gipfelhöhe halten.

Vergleicht man, ob Erhöhung der Frequenz oder Erhöhung der Reizstärke größeren Einfluß auf die Verkürzung hat, so kommt man je nach der anfänglich gewählten Frequenz und Reizstärke zu verschiedenen

Ergebnissen, die sich mit den beim quergestreiften Muskel gefundenen Verhältnissen in Einklang bringen lassen.

Der Unterschied, der zwischen der tetanischen Kurve beim glatten und gestreiften Muskel hervortritt, wird noch bemerkbarer, wenn statt der Verkürzungskurve die Spannungskurve aufgenommen wird. Es bedarf dann einer höheren Frequenz, um eine glatte Kurve zu bekommen, und diese fällt, nachdem sie einen runden Gipfel gebildet hat, alsbald ab, um dann in ein Stadium ganz geringer, annähernd gleichförmiger Spannung überzugehen.

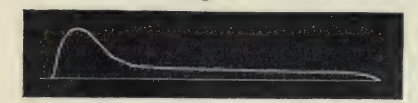
Fig. 74.



Tetanische Kontraktion. — Nach Schultz.

Bei der Ermüdung nehmen Hubhöhe und Kontraktionsdauer der Einzelzuckungskurve gleichzeitig ab. Das ermüdete Muskelpräparat verhält sich gerade so, als werde es von immer schwächeren Reizen getroffen. Zugleich tritt, auch wenn die Last nur während der Kontraktion vom Muskel gehoben wird, Dehnung ein. Bei tetanisierendem Reiz ist die Wirkung der Ermüdung verschieden, je nachdem es sich um frequente Reize, oder um solche Reizfolgen handelt, die eben nur eine glatte Tetanuskurve hervorrufen. Im ersten Falle erhält man nur die Anfangskontraktion, und der abfallende Endteil verschwindet, im zweiten erhält man nur den gleichförmigen Endteil der normalen Tetanuskurve, und der Anfangsgipfel fällt fort.

Fig. 75.



Isometrische Kurve bei tetanischer Reizung. Nach Schultz.

Diese Erscheinungen deutet Paul Schultz so, daß anfänglich sämtliche Fasern des Präparates erregt werden, und daß bei der wiederholten Reizung ein Zustand eintritt, bei dem sich einzelne Fasergruppen gegenseitig ablösen, so daß ein äußerlich gleichförmiger, eigentlich aber durch dauernden Wechsel unterhaltener Zustand niedriger Spannung entsteht.

Diese Deutung ist ganz im Sinne der Anschauungen Grützners, der betont, daß man bei der Untersuchung der glatten Muskeln nicht wie bei den gestreiften die qualitativen Verhältnisse der Tätigkeit, sondern vielmehr die quantitativen in erster Linie berücksichtigen müsse.

5. Die elektromotorische Leistung des glatten Muskels.

Über das elektromotorische Verhalten der glatten Muskulatur fehlt merkwürdigerweise fast jede Angabe. Noch im Jahre 1904 erklärt Grützner, daß ihm keine Untersuchung über die elektromotorische Wirkung des tätigen glatten Muskels bekannt sei. Nur Adolf Fick[1]) hat bei seiner Untersuchung des Muschelschließmuskels auch diesen Punkt aufzuklären gesucht. Er fand, daß die glatte Muskulatur wie die gestreifte einen Ruhestrom vom Längsschnitt zum Querschnitt zeigt. Eine negative Schwankung bei Reizung vermochte er aber nicht nachzuweisen, und er schließt deshalb seine Mitteilung mit den Worten, „daß man sich darauf gefaßt zu machen hat, in dem Muschelmuskel ein irritables Gebilde kennen zu lernen, dessen Zusammenziehung ohne Verminderung seiner elektromotorischen Wirksamkeit verläuft".

6. Spontane Kontraktion und Tonus.

a) Spontane Kontraktion. Reizleitung.

Außer den Zusammenziehungen auf nachweisbaren äußeren Reiz beobachtet man bei der Untersuchung der glatten Muskeln nicht selten sogenannte spontane Kontraktionen, die auch in rhythmischer Folge längere Zeit hindurch anhalten können. Es ist eine umstrittene Frage, ob die Erregung zu diesen Kontraktionen in den Muskelfasern selbst oder in nervösen Elementen ihren Ursprung hat. Da man die Kontraktionen häufig an Präparaten wahrnimmt, in denen sich bei mikroskopischer Untersuchung keine Spur von Nervenfasern oder Ganglienzellen nachweisen läßt, hat man vielfach die erste Meinung angenommen und damit der Muskelzelle die Fähigkeit zu selbstständiger rhythmischer Bewegung zugeschrieben. Die selbständige Bewegung, die ja vielen Elementarorganismen gemeinsam ist, sollte in den glatten Muskelfasern erhalten sein, während sie in den gestreiften durch die vorgeschrittene Differenzierung zu bestimmter Funktion geschwunden wäre. Selbst in der Tätigkeit der gestreiften Faser hat man dann noch Spuren dieses autogenen Rhythmus nachweisen können. Demgegenüber hat Schultz mit dem größten Nachdruck betont, daß die „spontane" Tätigkeit der glatten Muskelfasern unter allen Umständen auf Nerventätigkeit zurückzuführen sei, und daß sie als eine Art Reflex erklärt werden müsse. Er stützt sich auf die Erfahrung, daß die spontane Bewegung durch Behandlung des Präparates mit Atropin aufgehoben werde. Diese Behandlung bewirkt aber zugleich eine merkliche Herabsetzung des „Tonus" der Präparate, und man kann deshalb einwenden, daß die Muskelfasern durch die Vergiftung ihrer Fähigkeit zu spontaner Bewegung beraubt würden. Schultz glaubt aber, wie oben erwähnt, daß das Atropin ausschließlich die nervösen Elemente angriffe und die Muskeln in völlig normalem Zustand lasse, und wenn man ihm in diesem Punkte folgt, muß man die spontane Bewegung als eine Äußerung der Nerventätigkeit ansehen. Aus diesem Gesichtspunkte ist die Erörterung der spontanen Kontraktionen aus der vorliegenden Schrift auszuschließen.

---

[1]) A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabeln Substanzen. Ges. Schriften III, Würzburg 1904, S. 101.

Dasselbe gilt von der Fortleitung des Reizes durch das Gewebe der glatten Muskeln. Obschon auch hier vielfach angenommen wird, daß die Übertragung des Reizes von Faser zu Faser, also auf rein muskularem Wege stattfindet, ist doch die Grenze noch nicht sicher gezogen, bei der die Beteiligung der nervösen Verbindungen mitzuwirken beginnt. Vorgänge wie die Herzkontraktion, die Peristaltik des Darmes, die Ortsbewegung der Würmer werden von manchen Autoren als Beispiele von Reizleitung im Muskel angesehen, während andere die Koordination der Tätigkeit den im Gewebe enthaltenen Nervenzellen zuschreiben. Überdies würde die Erörterung dieser verwickelteren Bewegungsvorgänge über das Gebiet der allgemeinen Muskelphysiologie hinausgehen, und es müßten die speziellen Bedingungen der Bewegung für jeden einzelnen Fall erst entwickelt werden. Dieser letzte Punkt ist in manchen Darstellungen der Wirkungsweise der glatten Muskulatur nicht genügend berücksichtigt worden.

b) Tonus.

Dagegen ist noch eine Eigentümlichkeit der glatten Muskeln zu besprechen, die die ganzen bisher behandelten Vorgänge beherrscht, das ist ihr „Tonus“. Paul Schultz unterscheidet zwei Arten des Tonus, die er als den „neurogenen Tonus“ und den „Substanztonus“ bezeichnet. Der neurogene Tonus ist eine Dauererregung, die auf äußeren Reiz durch Vermittelung der Nerven zustande kommt. Er entspricht also dem, was bei den quergestreiften Muskeln als Tonus bezeichnet wird. Die spontanen Kontraktionen sind im Grunde nur Schwankungen des neurogenen Tonus. Durch Behandlung mit Atropin wird der neurogene Tonus und zugleich mit ihm die spontane Kontraktion ausgeschaltet. Es bleibt aber eine andere Art Tonus übrig, der „Substanztonus“, der demnach eine den Muskelfasern selbst zukommende Erscheinung ist. Dieser Tonus ist die Grundlage für eine Reihe von Einzelerscheinungen, die im vorstehenden an verschiedenen Stellen erwähnt worden sind. Die Haupteigenschaft dieses Tonus, die durch die Bezeichnung „Substanztonus“ angedeutet werden soll, ist, daß er anscheinend in einer Veränderung der Ruhelänge der Muskelsubstanz selbst besteht. Diese Änderung tritt nach starker Kontraktion als „Verkürzungsrückstand“ hervor, nach lange dauernder Dehnung als „Dehnungsrückstand“. Besonders auffällig ist die Veränderung des Tonus durch Arbeit beim Überlastungsverfahren, wobei der Muskel eine Dehnung zu erleiden scheint, ohne daß er überhaupt über die Ruhelänge hinaus verlängert wird. Der Tonus wird in diesem Falle verringert durch die Last, die nur auf den kontrahierten Muskel wirkt, indem sie durch ihn gehoben wird.

Dieser Tonus ist eine Erscheinung des lebenden Gewebes, er verschwindet nach dem Tode. Er wird durch Erwärmung vermindert, und die Veränderungen der Muskelkurve durch die Temperatur lassen sich hierauf zurückführen.

Alle diese Angaben von Schultz lassen keinen Zweifel darüber, daß er sich auch den Substanztonus als eine Eigenschaft der Muskelfasern, also der eigentlich kontraktilen Substanz denkt. Da die anderen Autoren den Unterschied zwischen neurogenem Tonus und Substanztonus nicht machen und somit die sämtlichen Erscheinungen des Tonus der Muskelsubstanz zuschreiben, muß nach diesen Autoren die Erklärung des Tonus überhaupt, nach Schultz

die Erklärung des Substanztonus auf die Erklärung des Kontraktionsvorganges zurückgeführt werden. Auf diese soll indessen hier nicht eingegangen werden, da sie dem Wesen der Sache nach im Zusammenhang mit der Theorie der Kontraktion des gestreiften Muskels erörtert werden muß. Es scheint aber, als sei wenigstens für einen Teil der unter der Bezeichnung Tonus einbegriffenen Vorgänge und vielleicht sogar für das ganze von Schultz als „Substanztonus“ abgetrennte Erscheinungsgebiet noch eine andere Erklärung möglich, indem man nämlich auf die schon oben mehrfach erwähnten Beobachtungen Grützners, betreffend die Verschiebung der Muskelzellen innerhalb des Gewebes, zurückgreift. Es bleibt späteren Untersuchern vorbehalten, zu entscheiden, wieviel von den bisher der Muskelsubstanz selbst zugeschriebenen Vorgängen auf diesen Umstand zurückgeführt werden kann und welcher Teil als eigentliche Eigenschaft der kontraktilen Faserzelle betrachtet werden muß.

Spezielle Bewegungslehre

mit

Überblick über die Physiologie der Gelenke

von

R. du Bois-Reymond.

1. Der Körper als einheitliche Masse in Ruhe und in Bewegung.

I. Der Körper als Ganzes unbewegt. Schwerpunkt.

Wie die Aufgabe der Physiologie im ganzen darin besteht, die Gesetze der Physik und Chemie auf die Vorgänge im lebenden Körper anzuwenden, besteht die Aufgabe der speziellen Muskelphysiologie oder Lehre von den Bewegungen in der Anwendung der Mechanik auf die Bewegungen des Körpers. Der einfachste Fall, der sich dieser Betrachtungsweise darbietet, ist der, daß der ganze, als eine unbewegte starre Masse gedachte Körper in Ruhe verharrt.

Es entsteht zunächst die Frage, inwieweit sich dieser Fall beim Lebenden tatsächlich verwirklichen läßt. Offenbar kann die Bedingung der Starrheit nur annähernd erfüllt werden, weil der Körper zum Teil aus Flüssigkeit besteht, die in Bewegung ist. Ebensowenig kann von einem absoluten Ruhezustand die Rede sein, weil einerseits die Atmung Bewegungen erfordert, andererseits die Muskeln, solange sie mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, stets in erkennbarem Grade angespannt sind. Diese Spannung wird offenbar bei der geringsten Änderung der inneren oder äußeren Bedingungen wechseln, und folglich eine wirklich absolute Ruhe des Körpers unmöglich machen. Der lebende Körper kann also in Wirklichkeit nie in dem Maße dem physikalischen Begriffe eines starren Körpers nahe kommen, wie etwa eine Marmorstatue, er kann aber unter geeigneten Umständen relativ starr, relativ unbewegt sein, und man darf dann von den tatsächlich vorhandenen minimalen Bewegungen absehen, um auf den lebenden Körper als Ganzes die Lehren der Mechanik anzuwenden, die für starre Körper gelten. Die erste mechanisch wichtige Eigenschaft eines Körpers ist seine Schwere. Durch seine Schwere wirkt auch der ruhende Körper dauernd auf die Körper in seiner Umgebung ein, indem er nach dem Gravitationsgesetze von ihnen angezogen wird, und

seinerseits ebenso sie selbst anzieht. Die Schwere kommt allen Teilen des lebenden Körpers zu, aber nicht in gleichem Maße. Aus der Schwerkraftwirkung aller einzelnen Teile des Körpers setzt sich als Resultante aller dieser Einzelkräfte die Gesamtschwere des Körpers zusammen. Da von allen zu dem Körper in Beziehung stehenden Körpern die Erde mit der größten Masse aus nächster Nähe wirkt, so ist die Anziehung der Erde gegenüber der des Körpers selbst und aller anderen in der Natur vorkommenden Körper so groß, daß man unter „Schwere“ schlechthin nur die Anziehungskraft der Erde zu verstehen pflegt. Die Anziehung der Erde also, die auf alle Teile des Körpers je nach ihrer Masse stärker oder schwächer wirkt, wirkt auf den Gesamtkörper wie eine einzige Gesamtkraft, die man in einem einzigen Punkt des Körpers, dem Schwerpunkt, angreifend denken kann.

Dies veranschaulicht unter anderem der berühmte Versuch von Borelli[1]). Liegt der Körper auf einem Brette ausgestreckt, so drückt die Schwere alle seine einzelnen Teile gegen das Brett an. Legt man nun das Brett auf einen Tisch, und schiebt es mit dem einen Ende über die Tischkante hinaus, so wirkt die Schwere zwar auf das nicht unterstützte Ende, sie bringt es aber nicht zum Herabfallen, weil sie auf den übrigen Teil, der den größeren Teil der Körpermasse trägt, stärker wirkt. Schiebt man das Brett immer weiter, so ist ein immer größerer Teil des Körpers ununterstützt, und schließlich kommt ein Punkt, bei dem ebensoviel von der Körpermasse über die Tischkante hinaus geschoben ist, wie noch auf dem Tische zurückgeblieben ist. Annäherungsweise hat in diesem Augenblicke das Brett ebensoviel Neigung hinunterzukippen, wie auf dem Tische liegen zu bleiben, und es würde sich daher in jeder Kippstellung, die man ihm erteilte, im Gleichgewicht halten. Schiebt man es aber eine Spur weiter hinaus, so hat das freie Ende Übergewicht, Brett und Körper streben nun am freien Ende hinunterzukippen. Der Punkt, bei dem das indifferente Gleichgewicht erreicht war, ist der Schwerpunkt. Solange der Schwerpunkt über dem Tische war, lag der Körper sicher, im Augenblick, wo der Schwerpunkt über den Tisch hinausrückte, fiel er. Man kann also mit Recht sagen, die Schwere wirkt auf den ganzen Körper so, als ob sie im Schwerpunkt allein angriffe. Dies darf man sich aber nicht so vorstellen, als ob sie auf die übrigen Stellen überhaupt nicht wirke, sondern hier wird die Wirkung durch die gleichzeitige Wirkung auf die entgegengesetzten Körperstellen aufgehoben. Der Schwerpunkt ist eben diejenige Stelle des Körpers, von der aus die Masse nach allen Seiten gleichmäßig verteilt ist. Er stellt also in bezug auf die Massenverteilung die Mitte des Körpers dar. Bei regelmäßig gestalteten Körpern aus gleichförmigem Stoff liegt daher der Schwerpunkt auch wirklich in der Mitte des Körpers. Beim menschlichen Körper aber, der weder eine regelmäßige Gestalt, noch eine gleiche Verteilung der Masse innerhalb seiner Gestalt aufweist, ist die Lage des Schwerpunktes viel leichter durch Versuche, wie etwa der eben beschriebene zu ermitteln, als aus der Massenverteilung zu berechnen.

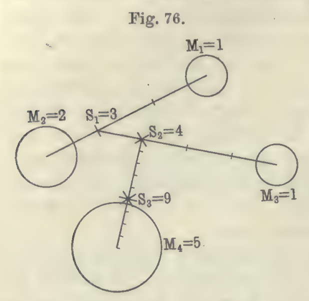
Die Massenverteilung im Körper läßt sich dadurch ermitteln, daß man Gewicht und Schwerpunktslage für alle einzelnen Abschnitte des ganzen Körpers bestimmt. Diese Aufgabe ist bisher immer nur auf anatomischem Wege durch Messungen

---

[1]) Joh. Alph. Borellius, de motu animalium. Lugduni Batavorum, 1679.

an zerteilten Cadavern gelöst worden[1]). Der Gesamtschwerpunkt des Körpers kann dann für jede beliebige Stellung gefunden werden, indem man zunächst den gemeinsamen Schwerpunkt von zwei Einzelabschnitten bestimmt, dann den gemeinsamen Schwerpunkt des gefundenen Punktes und eines dritten Einzelabschnittes, dann den des so bestimmten Punktes und eines vierten, und so fort, bis man beim Gesamtschwerpunkt anlangt. Der gemeinsame Schwerpunkt zweier Massen liegt auf der Verbindungslinie der Einzelschwerpunkte, und teilt diese im umgekehrten Verhältnis zur Größe der Massen, er liegt also näher an der schwereren Masse.

Fig. 76.



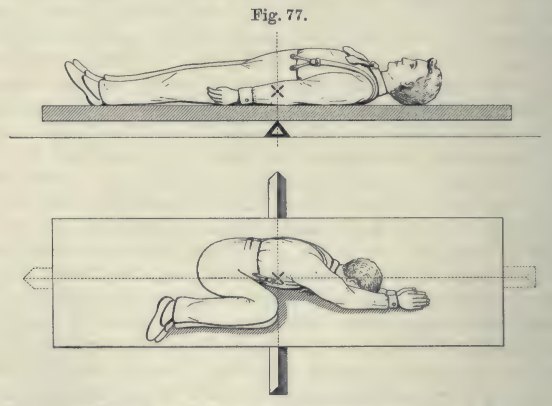
Lage des Gesamtschwerpunktes eines Massensystems.

Der gemeinsame Schwerpunkt der beiden Massen $M_1 = 1$ und $M_2 = 2$ ist $S_1 = 3$. Der gemeinsame Schwerpunkt von M_1, M_2 und M_3 ist $S_2 = 4$. Der gemeinsame Schwerpunkt des Gesamtsystems ist S_3.

O. Fischer[2]) hat für die besonderen Zwecke der physiologischen Mechanik noch ein anderes Verfahren zur Ermittelung des Schwerpunktes angegeben, das für viele Fälle weniger umständliche Rechnung ergibt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Lage des Schwerpunktes nur für eine bestimmte Massenverteilung, also nur für eine bestimmte Stellung des Körpers angegeben werden kann. Hat man z. B. für die gestreckte Lage auf einem Brett gefunden, daß der Schwerpunkt des Körpers im Promontorium gelegen ist, so kann diese Angabe nicht etwa für andere Stellungen festgehalten werden. Es ist ja ohne weiteres

Fig. 77.



Der Borellische Versuch zur Bestimmung des Schwerpunktes. — Nach E. Kohlrausch.

[1]) Vgl. W. Braune u. O. Fischer, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers usw., Abhandl. d. math.-physikal. Kl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 15, 7, Leipzig 1889. Hier sind auch die älteren Arbeiten angeführt. — [2]) O. Fischer, Der Gang des Menschen, zweiter Teil: Die Bewegung des Gesamtschwerpunktes und die äußeren Kräfte. Abhandl. d. mathem.-physikal. Kl. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. 25 (1), 27, 1899.

einzusehen, daß derselbe Versuch ein ganz anderes Ergebnis haben muß, wenn beispielsweise die Beine angezogen und die Arme über den Kopf erhoben würden. Für manche Stellungen fällt der Schwerpunkt überhaupt außerhalb des Körpers. Wird der Körper so stark wie möglich nach vorn gebeugt, und zugleich Arme und Beine nach vorn gestreckt, so ist die ganze Masse des Körpers auf drei Seiten eines Luftraumes, der vor dem Bauche liegt, annähernd gleich verteilt, und dementsprechend liegt der Schwerpunkt für diese Stellung vor dem Bauch in der Luft. E. Kohlrausch[1]) hat gezeigt, daß man auch die Verlagerung des Schwerpunktes in solchem besonderen Falle auf sehr einfache Weise durch den Borellischen Versuch demonstrieren kann.

Weil die Schwere so wirkt, als ob sie allein im Schwerpunkt angriffe, gilt für jede einzelne Lage des Schwerpunktes, wenn der Körper als ein starres Ganzes aufgefaßt wird, der Satz: Daß der Körper ausreichend unterstützt ist, wenn der Schwerpunkt sich senkrecht unter oder über einem Unterstützungspunkt befindet.

Die senkrechte Unterstützung vom oben oder unten gelegenen festen Punkte aus kann auch als Resultante aus mehreren schrägen Unterstützungen entstehen. Dies führt auf den Begriff der „Unterstützungsfläche", die dasjenige Gebiet bezeichnet, das zwischen den Fußpunkten der schrägen Unterstützungslinien eingeschlossen ist.

II. Der Körper als Ganzes frei bewegt. Sprungkurve. Drehung.

Der starr gedachte Körper verhält sich der Schwerkraft gegenüber so, als ob seine ganze Masse im Schwerpunkt vereinigt wäre. Wird der Körper durch eine äußere Kraft, z. B. die Erdanziehung, in Bewegung versetzt, so hat daher auch diese Bewegung diejenige Form, die sich aus der Einwirkung der Kraft auf den Schwerpunkt ergibt. Beim freien Fall strebt der Schwerpunkt in gerader Richtung dem Mittelpunkte der Erde zu. Hat der Körper, ehe er dem freien Fall überlassen wurde, eine gegebene Geschwindigkeit in irgendwelcher Richtung besessen, so wirkt diese nach dem Gesetze vom Beharrungsvermögen als „lebendige Kraft" in ihm fort, und würde, wenn keine anderen Kräfte störend einwirkten, ihn in gerader Linie in die Unendlichkeit fortbewegen. Da aber zugleich die Erdanziehung auf den Körper wirkt, wird die Bahn des Schwerpunktes von ihrer ursprünglichen Richtung allmählich immer mehr und mehr in die Richtung nach dem Mittelpunkt der Erde zu abgelenkt. Dadurch tritt also an Stelle der geraden Bahn, auf der der Körper infolge des Beharrungsvermögens ins Unendliche fortfliegen würde, eine gekrümmte Bahn, und zwar eine Parabel. Unter gewöhnlichen Verhältnissen wird die Bahn eines frei fallenden, oder infolge einer Anfangsgeschwindigkeit in beliebiger Richtung der parabolischen Kurve folgender Körper auch noch durch den Luftwiderstand beeinflußt.

Die Größe des Luftwiderstandes ist für den menschlichen Körper noch nicht gemessen worden. Für ebene Flächen hat man gefunden, daß der Widerstand annähernd die Größe der Fläche und dem Quadrat der Geschwindigkeit proportional ist, wonach sich die von O. Lilienthal[2]) angewendete Formel ergibt $W = 0{,}13 \,.\, f \,.\, v^2$

---

[1]) E. Kohlrausch, Physik des Turnens, Hof 1887, S. 17. — [2]) O. Lilienthal, Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst, Berlin 1875.

wo W der Widerstand, f die Größe der Fläche, v die Geschwindigkeit und 0,13 ein durch Gewicht und Reibung der Luft bedingter empirischer Faktor ist. Lübsen[1]) gibt die wenig abweichende Formel $\frac{W = k \cdot a \cdot \gamma \cdot v^2}{2g}$, wo k der empirische Faktor $= 1{,}39$, a die Fläche, γ das Gewicht der Volumeinheit Luft, v die Geschwindigkeit und g die Beschleunigung beim freien Fall $= 9{,}8$ m ist. Diese Formeln lassen sich aber streng genommen auf den menschlichen Körper nicht anwenden, weil sie an ebenen Flächen gewonnen sind. Selbst für ebene Flächen findet man bei wachsender Geschwindigkeit etwas größere Werte als die Formeln angeben. Für ebene Flächen von verschiedener Gestalt und Größe ist das Ergebnis wiederum ein anderes. Ferner ist infolge der Strudelbewegung, die an den Rändern einer Fläche entsteht, der Luftwiderstand gegen die Bewegung einer Fläche größer als der Widerstand gegen die gleich große Stirnfläche eines körperlichen Gebildes. Endlich ist der Luftwiderstand gegen gekrümmte Flächen von dem gegen ebene Flächen erheblich verschieden. Die konvexen Flächen, die der Körper darbietet, müssen viel geringeren Widerstand bieten als ein ebenes Gebilde von gleicher Querschnittsgröße.

Schätzt man ohne Rücksicht auf diese Fehler den Widerstand des menschlichen Körpers nach dem einer gleich großen ebenen Fläche, so wird er für die größte Geschwindigkeit, die sich der Mensch im Sprunge durch eigene Kraft erteilen kann, nämlich gegen 7 m in der Sekunde, den Wert von 2 bis 3 kg erreichen, mithin neben der Größe der in diesem Falle vorhandenen lebendigen Kraft und der der Schwere noch kaum in Betracht kommen. Jedenfalls wirkt er hemmend auf die Anfangsgeschwindigkeit und beschleunigt daher die Abweichung von der ursprünglichen Richtung der Bewegung.

Mithin kann man sagen, daß die Bahn, die ein unter dem Einfluß einer erteilten Geschwindigkeit und der Schwerkraft durch die Luft bewegter Körper zurücklegt, eine noch etwas stärker gekrümmte Form haben wird, als dem Parabelverlauf entsprechen würde.

Damit ist die Bahn beschrieben, die der als starr gedachte Körper beschreibt, wenn er sich frei in der Luft unter dem Einfluß einer Anfangsgeschwindigkeit, der Schwere und des Luftwiderstandes bewegt. Dies sind die Bedingungen, denen der Körper des Menschen beim Sprung unterliegt. Die Bahn des Schwerpunktes ist nur von der Größe und Richtung dieser drei Kräfte abhängig. Da der Luftwiderstand stets der vorhandenen Bewegung entgegen, die Schwerkraft stets senkrecht nach unten wirkt, ist nur die dritte Kraft, nämlich die infolge der Anfangsgeschwindigkeit vorhandene lebendige Kraft der Richtung und Größe nach unbekannt, und wenn diese gegeben ist, läßt sich die Bahn des Schwerpunktes physikalisch exakt vorausbestimmen.

Dieser Umstand erhält dadurch besondere Bedeutung, daß, was hier vom Schwerpunkt des starr gedachten Körpers ausgesagt ist, auch für den in sich beweglichen Körper, also den lebenden Körper, in der Wirklichkeit gilt. Denn obschon, wie oben gezeigt worden ist, die Lage des Schwerpunktes zum Körper bei verschiedenen Körperhaltungen verschieden ist, kann die Lage des Schwerpunktes im Raum nur durch äußere Kräfte, aber nicht durch die Bewegung von Körperteilen gegeneinander bewegt werden. Diese Tatsache wird gewöhnlich in der Form ausgesprochen: Durch innerhalb eines Massensystems wirkende Kräfte kann die Lage seines Gesamtschwerpunktes im Raume nicht verändert werden.

Der Inhalt dieses Satzes wird durch ein praktisches Beispiel am handgreiflichsten vor Augen gestellt: Man denke sich einen Mann am hinteren Ende eines leichten

---

[1]) H. B. Lübsen, Einleitung in die Mechanik, Leipzig 1876, § 366.

Kahnes stehend, dessen vorderes Ende eben das Ufer berührt. Das Gewicht des Kahnes betrage ebensoviel wie das des Mannes, der Schwerpunkt des Kahnes liege in der Mitte seiner Länge. Die gemeinsame Masse von Mann und Kahn ist auf dem Wasser so leicht beweglich, daß sie mit großer Annäherung ein freischwebendes System darstellt. Der gemeinsame Schwerpunkt des Systems wird nach Voraussetzung im hinteren Viertelpunkt der Länge des Kahnes gelegen sein. Geht nun der Mann im Kahn nach dem vorderen Ende, etwa um ans Land zu steigen, so ist das eine Verschiebung der Massen des Systems durch innere Kräfte. Man könnte glauben, daß dadurch der Gesamtschwerpunkt bis an den vorderen Viertelpunkt des Kahnes vorrücken, also viel näher an das Ufer verlegt werden würde. Tatsächlich aber gelingt es dem Manne gar nicht, das Ufer zu erreichen, sondern indem er nach dem vorderen Ende des Kahnes auf das Ufer zugeht, bewegt sich der Kahn unter ihm vom Ufer fort, und wenn er am Vorderende angekommen ist, wird der Kahn um seine halbe Länge vom Ufer abgewichen sein. Der gemeinsame Schwerpunkt von Mann und Kahn liegt dann allerdings im vorderen Viertelpunkt, aber genau in derselben Entfernung vom Ufer wie vorher. Will der Mann wirklich ans Ufer kommen, so muß er durch ein Ruder, eine Stange oder einen Haken äußere Kräfte zur Einwirkung auf das System herbeiziehen.

Ganz ebenso wie Mann und Kahn auf dem Wasser verhalten sich die einzelnen Teile des menschlichen Körpers, wenn man ihn, etwa nach einem Absprung, in der Luft frei schwebend denkt. Es wirken dabei allerdings die oben erwähnten äußeren Kräfte auf ihn ein, die seinem Schwerpunkt die erwähnte parabolische Bahn aufzwingen. Aus dieser Bahn abzuweichen, kann aber der Schwerpunkt durch keine Entfaltung noch so großer innerer Bewegungskräfte gezwungen werden. Zieht z. B. ein Springer, während er fliegt, die Beine kräftig empor, so zieht das Beharrungsvermögen der Beine den Oberkörper um eine genau entsprechende Größe abwärts, so daß der Schwerpunkt seine parabolische Bahn ohne jede Störung innehält. Oder, wenn der Sprung mit gebeugter Haltung der Beine begann, so wird, wenn die Beine durch eine Streckbewegung nach abwärts geschleudert werden, genau wie in dem Beispiel vom Mann im Kahn der Oberkörper durch Rückstoß entsprechend emporgetrieben, und der Schwerpunkt bleibt abermals auf seiner gesetzmäßigen Bahn.

E. Kohlrausch[1]) demonstriert die Unabhängigkeit der Lage des Schwerpunktes eines frei beweglichen Körpers im Raum von dessen Einzelbewegungen auf folgende Weise: Wenn ein Mensch sich an ein langes Seil hängt, ist er innerhalb gewisser Grenzen seitlich ohne merklichen äußeren Widerstand beweglich. Macht er nun irgend eine Bewegung, streckt er z. B. ein Bein und einen Arm plötzlich seitlich aus, so bemerkt man deutlich, wie der ganze Körper um ein entsprechendes Stück nach der anderen Seite ausweicht. Der Gesamtschwerpunkt bleibt unverändert senkrecht unter dem Aufhängepunkt des Seiles.

Aus diesen Angaben geht hervor, daß die Lage oder auch die Bewegung des Schwerpunktes des ganzen Körpers im Raume von der Bewegung der Körperteile gegeneinander unabhängig ist. Daraus folgt, daß der Körper die Bahn seines Schwerpunktes während des Sprunges durch Eigenbewegung nicht beeinflussen kann.

Hierzu ist die einschränkende Bemerkung zu machen, daß der Luftwiderstand als eine äußere Kraft wohl imstande ist, die Bewegung des Schwerpunktes zu beeinflussen, und daß daher eine Stellungsänderung, die den Luftwiderstand merklich verändert, auch die Bahn des Schwerpunktes verändern kann.

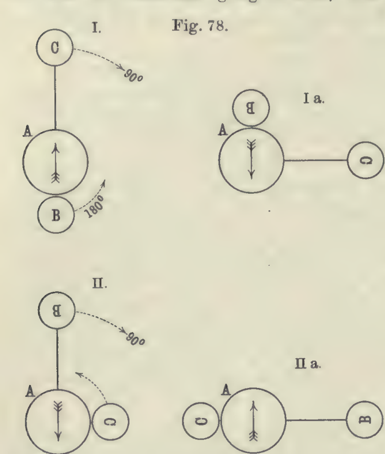
---

[1]) E. Kohlrausch, Physik des Turnens, Hof 1887, S. 50.

Ferner ist zu bemerken, daß Drehung des ganzen Körpers um seinen Schwerpunkt stattfinden kann, ohne daß der Schwerpunkt seine Lage ändert. Es kann sich der Körper also auch während des Sprunges um den Schwerpunkt drehen, ohne daß dadurch die Bahn des Schwerpunktes verändert wird. Theoretisch können innere Kräfte ebensowenig Drehung eines frei schwebenden Systems um seinen Schwerpunkt herbeiführen, wie Abweichung des Schwerpunktes aus seiner anfänglichen Lage.

Es kann nämlich niemals durch bloß innere Kräfte eine gleichzeitige Drehung der Gesamtmasse in einer und derselben Richtung zustande kommen, im Gegenteil bleibt die Summe der gleichzeitig stattfindenden Drehungen, nach ihren Momenten in bezug auf die Drehungsachse berechnet, stets gleich Null.

Der Begriff des Momentes einer Masse ist bei der vorliegenden Betrachtung nicht zu umgehen, doch dürfte die folgende Darstellung selbst eine Anschauung von dem zu vermitteln geeignet sein, was unter dem Drehungsmoment einer Masse, bezogen auf eine bestimmte Drehungsachse, zu verstehen ist. Zahlenmäßig ist das Trägheitsmoment einer Masse bestimmt durch ihr Produkt in das Quadrat ihres Abstandes von der Drehungsachse, mr^2.



„Drehung“ eines freien Massensystems infolge innerer Kräfte. Aus der Anfangslage I werde die Masse *B* um *A* dem Sinne des Uhrzeigers entgegen um 180° gedreht, während *C* um 90° im Sinne des Uhrzeigers zurückgeht. Es entsteht die Stellung I a. Nun rücke *C* an *A* heran, *B* dagegen so weit ab wie vorher *C*, so daß die Stellung II entsteht. Es werde nun die Masse *C* um *A* dem Sinne des Uhrzeigers entgegen um 180° gedreht, während *B* um 90° zurückgeht. *A* werde jedesmal im Sinne der stärkeren Drehung mitgenommen, so wird *A* in II a um 360° gedreht erscheinen.

Da nun die Momente der einzelnen Körperteile durch Veränderung ihres Abstandes vom Schwerpunkt des Gesamtkörpers beliebig verändert werden können, so lassen sich durch wiederholte Drehungen der Massen gegeneinander mit veränderten Abständen Lagen des Gesamtsystems herbeiführen, in denen alle Einzelteile von der Anfangslage aus in gleichem Sinne, wenn auch nicht in gleichem Maße, gedreht erscheinen. Dieser Vorgang läßt sich folgendermaßen darstellen: Das zu drehende System bestehe aus drei Massen, die in geeigneter Weise miteinander verbunden und auf einer wagerechten Ebene reibungsbeweglich sein sollen. Die eine Masse, A, sei soviel größer als die anderen, daß ihr Mittelpunkt selbst bei beträchtlicher Entfernung der anderen Massen annähernd den Schwerpunkt des ganzen Systems bildet. Es werde nun die zweite Masse, B, ganz dicht an A herangebracht, die dritte, C, dagegen weit von A entfernt, und nun C durch Eigenkräfte des Systems, die also von A und B ausgehen, in einer Richtung, die als die negative bezeichnet werden möge, um den Schwerpunkt A um 90° gedreht. Dadurch würde C gezwungen werden, einen sehr großen Kreisbogen zu beschreiben. Diese große Bewegung kann nur dadurch zustande kommen, daß A und B

eine entsprechend große Bewegung in positiver Richtung ausführen. Da aber A und B ganz nahe am Drehpunkt liegen, erfordert hier eine ganz kleine Massenverschiebung schon einen sehr erheblichen Drehungswinkel, der viel größer ausfällt als die 90°, um die C bewegt wurde. So mögen sich, während C um 90° nach negativer Richtung bewegt worden ist, A und B um 180° in positiver Richtung gedreht haben. Nun werde durch geeignete innere Kräfte des Systems C ganz nahe an A herangezogen, wobei selbstverständlich keine Drehung eintritt, und nun B, ebenso wie vorher C, weit von A entfernt, und um 90° in negativer Richtung gedreht. Dabei wird sich A und C um 180° in positiver Richtung drehen müssen. Dann ist das Ergebnis der ganzen Bewegungen, daß C um 90° in negativer und 180° in positiver Richtung gedreht worden ist, B um 180° in positiver und 90° in negativer, A um 360° in positiver Richtung. Dies Ergebnis würde man nach dem praktischen Sprachgebrauch selbstverständlich nur als eine Drehung des gesamten Systems bezeichnen können. Daher ist auch die praktische Möglichkeit nicht zu bezweifeln, daß sich ein lebender frei schwebender Körper durch eigene Kräfte um seinen Schwerpunkt dreht.

Ein bekanntes Beispiel hierfür ist die seinerzeit von Marey[1]) wissenschaftlich untersuchte Tatsache, daß eine mit dem Rücken nach unten fallen gelassene Katze sich in der Luft dreht, um auf die Beine zu fallen. Wie man auf Mareys Augenblicksbildern deutlich sieht, spielt der Rumpf der Katze die Rolle der Masse A, Kopf und Vorderbeine die der Masse B, Schwanz und Hinterbeine die der Masse C. Eine solche Drehung durch Eigenbewegungen des Körpers läßt sich auch an frei aufgehängten oder auf einer leicht drehbaren Unterlage stehenden Menschen demonstrieren.

Bei den Drehungen, die der Mensch im Sprunge ausführt, dürfte es schwer sein zu entscheiden, wie weit sie selbsttätig hervorgerufen, beim Absprung dem Körper mitgeteilt, oder endlich durch Luftwiderstände veranlaßt sind (vgl. Kohlrausch).

III. Bewegung des Gesamtkörpers gegen äußere Widerstände.

Der allgemeine Satz, daß bei der Bewegung, die infolge innerer Kräfte in einem Massensystem stattfindet, die Lage des Schwerpunktes im Raume unverändert bleibt, läßt sich auch auf diejenigen Fälle anwenden, in denen der Körper sich gegen äußere Widerstände bewegt, wenn man die Massen, von denen der Widerstand ausgeht, als zum System gehörend betrachtet. Befindet sich z. B. der Körper in Rückenlage auf der Erde, und erhebt er sich durch irgendwelche Bewegungen zum Stehen, so ist der Widerstand des Bodens nach der gewöhnlichen Anschauungsweise eine äußere Kraft, und man sieht die Erhebung des Schwerpunktes als eine Veränderung seiner Lage im Raume an. Für das Massensystem: „Erdkugel und menschlicher Körper" ist aber der Bodenwiderstand so gut wie die Muskelwirkungen eine innere Kraft, es gilt also der obige Satz, der in diesem Falle besagt, daß, wenn der Körper sich erhebt, die Erdkugel um gerade so viel nach unten zurückweicht, daß der Gesamtschwerpunkt von Körper und Erdkugel vor und nach der

---

[1]) E. J. Marey, Des mouvements que certains animaux exécutent pour retomber sur leurs pieds, lorsqu'ils sont précipités d'un lieu élevé. Compt. rend. de l'Acad. 1894, T. CXIX, p. 714.

Bewegung genau dieselbe Stelle behält. Denkt man sich den Körper etwa unter einem Baumast stehend, den Ast mit den Händen erfassend und sich dazu hinaufziehend, so stößt er sich sozusagen durch Vermittelung des Baumes von der Erde ab, und die Erdkugel wird durch den Baumstamm so weit zurückgeschoben, daß die Verschiebung des Körperschwerpunktes nach oben ausgeglichen wird, und der Gesamtschwerpunkt von Körper und Erdkugel nach wie vor derselbe bleibt. Ebenso muß bei einem Sprunge die Erdkugel eine gewisse Rückstoßbewegung ausführen. In allen diesen Fällen ist die Bewegung der Erdkugel selbstverständlich unmeßbar klein, und man pflegt sie deshalb gänzlich außer acht zu lassen. Dagegen kommen entsprechende Bewegungen der einzelnen Körperteile untereinander vor, die für die spezielle Bewegungslehre von wesentlicher Bedeutung sind. Daher erfordert die Einheitlichkeit der Darstellung, daß auch bei den Bewegungen des Gesamtkörpers dieser Punkt nicht übergangen werde.

2. Bewegung eines Einzelgliedes gegen den Gesamtkörper.

I. Gelenklehre.

1. Die Grade der Bewegungsfreiheit.

Im Vorhergehenden ist die Bewegung des Gesamtkörpers betrachtet worden. Die Lehre von den Bewegungen der Gliedmaßen gegeneinander und gegen den Körper mag nun in der Weise eingeteilt werden, daß zuerst die Bewegung eines Einzelgliedes gegen den gesamten übrigen unbeweglich gedachten Körper betrachtet wird, dann die Bewegung eines Systems von zwei beweglich aneinander gehängten Gliedern, endlich die Bewegung eines Systems von drei oder mehr solchen Gliedern, worin dann die verwickeltsten Fälle der Körperbewegung eingeschlossen sind.

Es soll demnach zunächst die Bewegung eines Einzelgliedes gegen den übrigen starr und unbeweglich gedachten Körper betrachtet werden. Nun kann der Grad der Bewegungsfreiheit des Gliedes je nach Art der Gelenkverbindung ein verschiedener sein. Die Fingergelenke beispielsweise lassen nur Bewegung und Streckung zu, während das Handgelenk auch seitliche Bewegung gestattet.

Die Untersuchung der Bewegungen der einzelnen Glieder muß daher mit der Untersuchung der durch die Gelenke gegebenen Bewegungsmöglichkeiten beginnen. Diese bildet ein besonderes Hauptstück der speziellen Bewegungslehre, nämlich die Lehre von den Gelenken. Diese kann wiederum eingeteilt werden in die Lehre von den Formen der Gelenke im allgemeinen, die den Zusammenhang zwischen Bau und Bewegungsform der Gelenke seinen Grundzügen nach festzustellen sucht, und die spezielle Lehre von den Gelenken, die die Funktion jedes einzelnen Gelenkes nach seinen besonderen Eigentümlichkeiten behandelt. Dieser letzterwähnte Teil der gesamten Gelenklehre beruht so wesentlich auf anatomischen Angaben, daß er als ein Gegenstand anatomischer Untersuchung aus dieser Darstellung ganz fortgelassen werden soll.

Die allgemeine Betrachtung der Gelenke mag begonnen werden mit einem Überblick über die verschiedenen überhaupt denkbaren Möglichkeiten der Bewegungsfreiheit eines Gliedes.

Die mathematische Anschauung teilt die Bewegungsfreiheit in sechs Grade. Unbeweglich festgelegt ist ein Körper, von dem drei nicht auf derselben geraden Linie gelegenen Punkte ihre Lage nicht ändern können. Sind nur zwei Punkte des Körpers gezwungen, ihre Lage beizubehalten, so kann sich der Körper um die durch diese beiden Punkte gehende Grade als um éine Achse drehen. Dies ist die Bewegungsfreiheit vom ersten Grade. Hat der Körper die Freiheit, sich um eine solche Achse zu drehen und außerdem um eine sie senkrecht schneidende Achse, die bei der ersten Drehung mit dem Körper bewegt gedacht wird, so ist durch diese Bedingung die Lage eines einzigen Punktes des betreffenden Körpers, nämlich dessen, in dem sich die Achsen schneiden, im Raum festgelegt. Der Körper kann sich um diesen Punkt nach allen Seiten beliebig neigen, wobei man jedesmal die Neigung zerlegen kann in zwei Drehungen, um die feste und um eine auf ihr senkrechte, mit dem Körper beweglich gedachte Achse. Eine Drehung um den festen Punkt ist aber durch die Bedingung ausgeschlossen, daß die beiden Achsen aufeinander senkrecht bleiben müssen.

Die bestehende Bewegungsfreiheit ist die vom zweiten Grade. Ist als einzige Bedingung gestellt, daß ein Punkt des Körpers seine Lage im Raum beibehalten soll, so besteht Bewegungsfreiheit vom dritten Grade. Hier kann sich der Körper so wie im zweiten Falle durch Kombination der Drehungen um zwei aufeinander senkrechte Achsen nach allen Seiten neigen, und außerdem beliebig um den festen Punkt drehen, was im zweiten Falle ausgeschlossen war. Ist endlich der eine Punkt des Körpers nicht absolut festgelegt, sondern auf einer Linie verschieblich, so besteht Bewegungsfreiheit des vierten Grades, ist er auf einer Ebene beweglich, des fünften Grades, ist er im Raume beweglich, des sechsten Grades.

2. Eigenschaften der Gelenke.

Für alle diese verschiedenen Bewegungsmöglichkeiten finden sich unter den Gelenkverbindungen Beispiele. Die Forderung, bestimmte Punkte eines beweglichen Körperteiles im Raum festzuhalten, ist selbstverständlich in der Natur nicht in der Weise verwirklicht, daß Punkte von unendlich kleiner Ausdehnung an ihren Ort befestigt werden, sondern diese Forderung wird dadurch erfüllt, daß ein Abschnitt des Knochens, der den betreffenden Punkt enthält, von anderen Knochen oder Weichteilen so umspannt wird, daß bei allen ihm noch frei gelassenen Bewegungen der betreffende Punkt in Ruhe bleibt. Die Oberfläche dieses Knochenabschnittes sei z. B. von dem Punkte überall gleich weit entfernt, so bildet sie eine Kugelfläche. Ist diese von einer im Raume feststehenden Kugelschale eingeschlossen, so vermag sich die Kugel noch beliebig zu drehen, ihr Mittelpunkt ist aber gezwungen, seine Lage im Raum beizubehalten. Um eine derartige Fixierung eines oder mehrerer Punkte zu erreichen, braucht der bewegliche Knochenteil nun auch nicht allseitig eingeschlossen zu sein, sondern es genügt, und dies ist der dem tatsächlichen Befund entsprechende Fall, daß er gegen einen entsprechend geformten Knochenteil auf der einen Seite von der anderen Seite her beständig angepreßt wird.

Für die Mechanik der Gelenke ist es daher die erste und wesentlichste Bedingung, daß die gelenkig verbundenen Teile beständig gegeneinandergedrückt werden.

Diese Bedingung wird dadurch erfüllt, daß die Muskeln und Sehnen, die über das Gelenk hinwegziehen, stets einen gewissen Grad von Spannung haben, der sich für die größeren Gelenke zu einem beträchtlichen Gesamtdruck vereinigt. Bei manchen Gelenkformen ist auch eine feste Verbindung durch Gelenkbänder vorhanden, die die erwähnten Druckkräfte überflüssig macht. Solche Gelenke, beispielsweise die Fingergelenke, behalten ihren bestimmten Gang auch als Bänderpräparat, während die anderen schlottern, sobald sie aus dem Zusammenhang mit den Weichteilen gelöst werden.

Hier mag eingeschaltet werden, daß die durch die hergebrachte Einteilung der systematischen Anatomie üblich gewordene Darstellung des Körpers als eines Gerüstes aus durch Gelenke verbundenen Knochen, das von den Muskeln bewegt wird, einer sachgemäßen Auffassung der physiologischen Mechanik überhaupt hinderlich ist. Die Verbindungen der Knochen ohne die Mitwirkung von Muskeln und Sehnen sind ganz unzureichend, um ein irgend widerstandsfähiges „Gerüst" darzustellen. Nur durch die Anspannung zahlreicher Muskeln erhält der Körper die Festigkeit, die als Widerhalt selbst für verhältnismäßig geringfügige Bewegungen erforderlich ist.

Auf Grund des berühmten Versuches der Gebrüder Weber am Hüftgelenk wird ziemlich allgemein angenommen, daß auch der Luftdruck[1]) bei der Erhaltung des Zusammenhanges der Gelenke eine wesentliche Rolle spiele. Offenbar sind aber die im lebendigen Körper bestehenden Bedingungen von denen des Versuches sehr verschieden, und die von den Gebrüdern Weber und anderen gemessene Leistung des Luftdruckes im günstigsten Falle so klein, im Verhältnis zu den anderen in Betracht kommenden Kräften, daß es richtiger scheint, diese Annahme fallen zu lassen.

Obschon die Beschreibung der allgemeinen Eigenschaften der Gelenke als ins Gebiet der Anatomie gehörig hier fortbleiben soll, muß doch ein für die Gelenkmechanik sehr wichtiger Punkt hervorgehoben werden: Die Bewegung der Diarthrosen geht vermöge der Glätte und Nachgiebigkeit der Gelenkknorpel selbst beim stärksten Druck so leicht vor sich, daß die Gelenke selbst für die feinste Untersuchung unter allen Umständen als völlig reibungslos angesehen werden dürfen.

---

[1]) Wirkung des Luftdruckes auf die Gelenke: Chr. Aeby, Beiträge zur Kenntnis der Gelenke, Deutsch. Zeitschr. f. Chir. 6, 394, 1876. P. Bert, La pression barometrique 1878, p. 358. W. u. E. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, II. Teil, 64, 147, Göttingen 1836. E. Rose, Die Mechanik des Hüftgelenkes, Arch. f. Physiol. 1865, S. 545. H. Buchner, Kritische und experimentelle Studien über den Zusammenhang des Hüftgelenkes während des Lebens in allen normalen Fällen, Arch. f. Anat. 1877, S. 22; Zur Frage über den Zusammenhalt des Hüftgelenkes, ebenda 1878, S. 229. E. Fick, Zur Frage der Hüftgelenksfixation, ebenda 1878, S. 222; Zur Mechanik des Hüftgelenkes, ebenda 1878, S. 519. van Braam Houkgeest, Über den Einfluß des Luftdruckes auf den Zusammenhalt der Gelenke, ebenda 1867, S. 381. Ph. J. W. Henke, Die Aufhängung des Armes und der Schulter durch den Luftdruck, Zeitschr. f. rat. Med. 7, 263, 1859. Langer, Über die Fixierung des Humeruskopfes in der Schulterpfanne, Zeitschr. d. Ges. d. Ärzte zu Wien 1861. Koster, De drukking der lucht op het heupgewricht. Nederl. Arch. v. Genees- en Naturkunde 3, 21, 1897. Chr. Aeby, Gelenke und Luftdruck, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1875, Nr. 5. R. du Bois-Reymond, Spezielle Muskelphysiologie, Berlin 1903, S. 85.

Durch die Form der Gelenkflächen und die Verbindung durch Bänder, Sehnen und Muskeln werden auf die angedeutete Weise bestimmte Punkte der beweglichen Teile so fixiert, daß dem beweglichen Gliede nur eine mehr oder weniger bestimmte Bewegungsform übrig bleibt. Da indessen die Knorpelüberzüge der Gelenkflächen elastisch nachgiebig, die Bänder elastisch dehnbar sind, so ist auch die Bedingung einer bestimmten Bewegungsform in einem tierischen Gelenk immer nur mit einer gewissen Annäherung verwirklicht. Im Gegenteil bestehen sogar gewisse Gelenkverbindungen, deren ganze Beweglichkeit auf der Nachgiebigkeit des Materials beruht. Für die Bewegung dieser Verbindungsarten läßt sich dann keine bestimmte Form als typisch angeben, und ihre Bewegung hängt ganz und gar von Größe und Richtung der auf sie wirkenden Kräfte ab. Diese Gelenke unterscheiden sich von den anderen dadurch, daß ihnen eine bestimmte Ruhe- oder Gleichgewichtslage zukommt, die sie einnehmen, sobald keine äußeren Kräfte auf sie einwirken, während die ausgebildeten Gelenke innerhalb ihrer Bewegungsfreiheit in jeder beliebigen Stellung verharren können.

Der Typus eines Gelenkes der vorerwähnten Art ist ein elastisch biegsamer Stab. Solche Verbindungen finden sich an vielen Stellen des Körpers aus hyalinem Knorpel hergestellt, und werden als Synchondrosen bezeichnet. Ihre Beweglichkeit ist desto größer, je länger und schwächer, desto kleiner, je dicker und kürzer die Knorpelmasse ist[1]). Wo die Knorpelmasse nur eine dünne Schicht bildet, kann die Beweglichkeit ganz schwinden, und die Verbindung ist dann der starren Verbindung von Knochen untereinander, durch Naht (Sutura), Harmonie (Harmonia) oder Einkeilung (Gomphosis), gleichzustellen. Eine freiere Beweglichkeit derselben unregelmäßigen Art entsteht, wenn an Stelle des elastischen Knorpels die schmiegsamere Bandmasse tritt (Syndesmosis), auch hier kann aber, wenn die Verbindung sehr kurz und dabei über eine größere Fläche verbreitet ist, die Beweglichkeit nahezu verschwinden (Symphysis). Alle die genannten Formen werden als Amphiarthrosen zusammengefaßt gegenüber den eigentlichen Gelenken oder Diarthrosen.

Der Bewegungsform nach schließen sie sich auch solchen ausgebildeten Gelenken an, bei denen die Form der Flächen und die Bandverbindung nur sehr geringe Ausschläge erlaubt, so daß im wesentlichen die Elastizität der Bänder für die Bewegung maßgebend ist (Amphiarthrosen im engen Sinne). Daher werden diese Gelenke auch als Halbgelenke bezeichnet. Die Abgrenzung zwischen Synchondrosen oder Symphysen einerseits und Diarthrosen andererseits ist eine rein anatomische Aufgabe, da sie sich der Bewegungsform nach nicht unterscheiden.

Alle ausgiebigeren Bewegungen der Körpergliedmaßen werden durch eigentliche Gelenke, Diarthrosen, vermittelt. Der Grad der Beweglichkeit ist ein deutlich verschiedener, und es liegt daher nahe, die Gelenke nach dem Grade der Bewegungsfreiheit einzuteilen. Dies ist daher auch allgemein gebräuchlich, indem die Gelenke mit Bewegungsfreiheit vom ersten, zweiten und dritten Grade als ein-, zwei- und dreiachsige unterschieden werden. Aber

---

[1]) C. Ludwig, Lehrb. d. Physiol. 1, 367, Heidelberg 1852.

die Eigentümlichkeiten der Gelenkmechanismen werden durch diese Einteilung nur ganz im allgemeinen bezeichnet, so daß man im einzelnen eine viel größere Zahl besonderer Typen unterscheiden muß.

3. Kugelgelenk.

Es mag dabei das Gelenk von drei Graden der Freiheit, das dreiachsige oder Kugelgelenk, den Anfang machen, da es sich am genauesten an die theoretisch behandelten Grundsätze annähert. In diesem Gelenk ist sicher ein Punkt des beweglichen Gliedes dadurch im Raume festgestellt, daß er den Mittelpunkt eines kugelförmigen Gelenkkopfes bildet, der gegen eine mehr oder minder tiefe, mehr oder minder genau schließende Gelenkpfanne durch den Gesamtdruck der umgebenden Weichteile ausgedrückt ist. Der Gelenkkopf kann sich in der Pfanne frei nach allen Seiten so weit drehen, bis der Hals an den Rand der Pfanne stößt. Daher ist, praktisch gesprochen, die Bewegungsfreiheit des Kugelgelenkes um so größer, einen je größeren Abschnitt einer ganzen Kugelfläche der Gelenkkopf darstellt, und einen je kleineren die Pfanne. Beispiele dieses Gelenkes sind Hüft- und Schultergelenk.

Entsprechend der Bezeichnung als Gelenk vom dritten Grade der Bewegungsfreiheit wird das Kugelgelenk auch als ein „dreiachsiges Gelenk“ bezeichnet. Das bedeutet, daß der bewegte Körperteil Drehungen um drei zueinander senkrechte Achsen auszuführen vermag. Eigentlich ist dies nur eine andere Art, die Bewegungsfreiheit vom dritten Grade zu beschreiben.

Praktisch entsteht ein gewisser Unterschied insofern, als man sich die drei Achsen auch in ihrer Lage zum Gesamtkörper vorstellen kann. So wird die Beweglichkeit des Hüftgelenkes etwa dadurch angegeben, daß man ihm Bewegungsfreiheit um eine frontale Achse, die Flexionsachse, eine sagittale Achse, die Abadduktionsachse, und eine vertikale Achse, die Rotationsachse, zuschreibt. Diese Angaben passen aber offenbar nur auf eine bestimmte Stellung, nämlich die aufrechte Stellung des Körpers mit vertikal nach abwärts gerichtetem Oberschenkel. Was also an Anschaulichkeit bei dieser Bezeichnung gewonnen ist, geht an allgemeiner Anwendbarkeit wieder verloren.

Man kann allerdings die Anschauung von den drei Achsen festhalten, indem man sie sich beliebig, aber stets aufeinander senkrecht, durch den Gelenkmittelpunkt gelegt denkt, und zwar so, daß sie als sogenannte „instantane Achsen“ auch ihre Lage während der Bewegung ändern. Von diesen beliebigen Lagen hat diejenige für die Anschaulichkeit einen besonderen Vorzug, bei der die eine Achse mit der Längsachse des bewegten Gliedes zusammenfällt. Die Bewegung um diese Achse hat die Eigentümlichkeit, daß dabei das Glied seine Lage im Raume nicht ändert, und sie wird deshalb als „Rotation“ oder „Rollung“, mitunter auch „Torsion“, unterschieden. Die Gelenke, die ausschließlich einer solchen Bewegung dienen, die Drehgelenke, bilden daher auch eine besonders zu unterscheidende Gruppe, obschon sie der Form nach von anderen Gelenken ersten Grades nicht verschieden sind.

Außer durch Kugelgelenke kann Beweglichkeit vom dritten Grade der Freiheit, ebenso wie die von anderen Graden, auch durch das Zusammenwirken mehrerer Gelenke hervorgebracht werden. Hiervon wird weiter unten die Rede sein.

4. Eigelenk.

Gelenkverbindungen von zwei Graden der Freiheit sind im Körper an verschiedenen Stellen auf verschiedene Weise, aber nur in einem gewissen Grade der Vollkommenheit ausgebildet. Als erste Art sei das sogenannte Eigelenk (Ellipsoidgelenk, Sphäroidgelenk) angeführt, von dem das Gelenk zwischen Unterarm und Handwurzel ein Beispiel gibt. An Stelle der Kugel tritt hier ein länglichrundes Gebilde, von dem das Gelenk seinen Namen hat, und zwar steht die lange Achse dieses Gebildes quer zur Längsrichtung des Gliedes. Der länglichrunde oder eiförmige Gelenkkopf liegt in einer mit gewisser Annäherung anschließenden Pfanne. Ganz ähnlich wie beim Kugelgelenk ist durch diese Gelenkform die Mitte des beweglichen Gelenkkopfes in der Pfanne festgestellt. Aber wegen der ungleichen Länge des größten und kleinsten Durchmessers des Gelenkkopfes ist es klar, daß er in der Pfanne nicht frei drehbar sein kann. Seine Bewegung beschränkt sich daher im wesentlichen auf Drehungen um seinen größten und kleinsten Durchmesser. Es läßt sich nun auf rein geometrischem Wege beweisen, daß ein eiförmiger Körper in einer genau passenden Pfanne überhaupt nur um seinen größten Durchmesser gedreht werden kann. Soll auch Bewegung um den kleinsten Durchmesser möglich sein, so muß man von dem genauen Zusammenschließen der Flächen absehen. Wenn aber die Flächen nicht genau schließen, ist immer auch eine gewisse Freiheit zur Drehung um die Längsachse, zur „Rollung" (Rotations- oder Torsionsbewegung) vorhanden. Mithin ist auch diese Gelenkform streng genommen nicht als ein zweiachsiges Gelenk anzusehen, das nur Bewegungsfreiheit vom zweiten Grade gestattet. Doch ist dies wiederum dadurch gerechtfertigt, daß die bestehende Rotationsfreiheit in den Eigelenken nicht ausgenutzt wird, so daß tatsächlich nur Bewegung im Gebiete des zweiten Freiheitsgrades vorkommt.

Das Eigelenk weicht übrigens auch insofern von den Anforderungen der Theorie ab, als auch bei den Drehungen um den größten und kleinsten Durchmesser offenbar nicht genau derselbe Punkt im Innern des Gelenkkopfes in Ruhe bleibt, denn der Krümmungsmittelpunkt liegt für den kleinen Durchmesser viel näher an der Gelenkfläche als für die flachere Krümmung in der Richtung des großen Durchmessers.

Fragt man sich, welche Flächenform bei einem schließenden Eigelenk mit der geringsten Zusammenpressung des Knorpels eine gegebene Bewegungsfreiheit vom zweiten Grade ergibt, so kommt man nach O. Fischer[1]) auf eine neue besondere Eigenschaft dieser Gelenke. Da, wie aus obigem ersichtlich, die Bewegungsbedingungen für Drehung um die große und kleine Achse des Sphäroids verschieden sind, ergibt sich für alle Bewegungen in den dazwischen liegenden Richtungen eine ungleichmäßige Zusammenpressung, deren Einseitigkeit sich vermindert, wenn zugleich mit der Verschiebung der Gelenkflächen aufeinander eine gewisse Rotation ausgeführt wird. Selbstverständlich wird umgekehrt die Elastizität des Gelenkknorpels bei einem solchen Gelenk stets die betreffende Rotationsstellung hervorbringen müssen, bei der die Zusammendrückung ein Minimum ist. Die Gelenkform bedingt mithin für jede schiefe Bewegung der Gelenkflächen aufeinander auch eine gewisse Rotation, deren Größe zu der Größe der Verschiebung in einem bestimmten Verhältnis steht. Dies ist ganz dasselbe, was von den Bewegungen des

[1]) O. Fischer, Über Gelenke von zwei Graden der Freiheit, Arch. f. Anat. 1897, Suppl., S. 242.

Augapfels unter dem Namen des Listingschen Gesetzes bekannt ist. Man kann daher das Ergebnis der Betrachtung einfach so ausdrücken, daß ein in einem Eigelenk beweglicher Körperteil bei seiner Bewegung das Listingsche Gesetz befolgt.

5. Sattelgelenk.

Ganz dieselbe Bewegungsform wird nun, wie Adolf Fick[1]) zuerst gefunden hat, noch durch einen anderen Gelenktypus vermittelt, nämlich durch Gelenke mit sattelförmigen Flächen, durch „Sattelgelenke“. Die Form der Fläche ist hier, wie der Name besagt, sattelförmig, und zwar ist das ganze Gelenk der Berührung von zwei mit den Rückenflächen quer aufeinander gelegten Sätteln vergleichbar. Es ist also hier keine eigentliche Pfanne vorhanden, sondern nur ein in einer Richtung hohler, in der anderen gewölbter Rücken. Man kann, da sich das Sattelgelenk hinsichtlich der Bewegungsform ganz ähnlich wie das Eigelenk verhält, das Sattelgelenk auffassen als ein Eigelenk, bei dem an Stelle der in zwei senkrechten Richtungen konvexen eiförmigen Fläche die nur in einer Richtung konvexe, in der darauf senkrechten konkave Fläche getreten ist. Was von der Rotationsmöglichkeit beim Eigelenk gesagt worden ist, gilt für das Sattelgelenk genau ebenso[2]). Was die Lage des Drehpunktes des bewegten Gliedes betrifft, so folgt aus der Krümmung der Sattelfläche, daß der ruhende Punkt bei der Bewegung des Gliedes in der Richtung seiner konvexen Krümmung ganz wie beim Eigelenk in der Mitte dieser Krümmung, also in dem Gelenkende des bewegten Knochens liegt, aber bei Bewegung in der Richtung der konvexen Fläche in der Mitte des ruhenden Knochens in der (hier in dieser Richtung konvexen) „Pfanne“. Das einzige gut ausgeprägte Beispiel eines Sattelgelenkes bildet die Verbindung zwischen *Os Multangulum maius* und *Metacarpus pollicis*.

Eine andere Form des zweiachsigen Gelenkes ist das freie Zylindergelenk, bei dem die Flächen vollkommen zylindrisch sind, und mithin drehende Bewegung um eine Achse zulassen, während zugleich die Freiheit besteht, daß die eine Fläche längs der anderen gleiten kann. Diese Gelenkform stellt das Ringknorpelgießbeckenknorpelgelenk des Kehlkopfes dar. Sie läßt sich aus dem Typus des Eigelenkes ableiten, indem man den Zylinder als eine ins Unendliche in die Länge gezogene Kugelfläche auffaßt. In diesem Falle ist die Übereinstimmung der Gelenkmechanik mit den theoretischen Bedingungen der Bewegungsfreiheit vom zweiten Grade eine fast vollkommene zu nennen, da Bewegung um zwei Achsen (die allerdings nicht durch denselben Punkt gehen, sondern von denen die zur Längsrichtung des Zylinders senkrechte in unendlicher Entfernung zu denken) möglich, Rollung aber ausgeschlossen ist.

6. Scharniergelenk, Drehgelenk, Schraubengelenk.

Die Gelenke mit Bewegungsfreiheit vom ersten Grade, oder die einachsigen Gelenke, sind im Körper viel häufiger vertreten und lassen mehrere verschiedene Formen erkennen.

Eine dieser Formen wird gemeinhin als Zylinder- oder Walzengelenk bezeichnet, doch gibt es wohl nur ein Gelenk mit wirklich zylindrischer Fläche,

---

[1]) A. Fick, Über Gelenke mit sattelförmigen Flächen, Zeitschr. f. rat. Med. **4** (1854); Die Medizinische Physik, Braunschweig 1885. — [2]) R. du Bois-Reymond, Über das Sattelgelenk, Arch. f. Physiol. 1895, S. 433; Über die Oppositionsbewegung, ebenda 1896, S. 154; Nachtrag in der Abhandlung: Über das Sattelgelenk, ebenda 1897, S. 426.

nämlich das oben erwähnte Gießbeckenknorpelgelenk. Bei allen übrigen sogenannten Zylindergelenken ist die angeblich zylindrische Fläche durch eine sogenannte Leitfurche in eine Sattelfläche verwandelt. Es würde daher in vielen dieser Gelenke, gerade wie in einem Sattelgelenk, Bewegung vom zweiten Grade der Freiheit stattfinden können, wenn nicht als ein wesentliches Merkmal der in Rede stehenden Gelenkform starke und straffe Seitenbänder vorhanden wären, die jede seitliche Bewegung ausschließen.

Passender ist daher die von der Bewegungsform hergenommene Bezeichnung Scharniergelenke (oder mit dem deutschen Kunstwort Gewerbe- oder Gewindegelenke). Obschon die Fläche des Gelenkkopfes nicht zylindrisch ist, ist sie doch drehrund, jeder Querschnitt hat reine Kreisform, und indem dieser Form des Gelenkkopfes die der Pfanne genau entspricht, sichert die Berührung der Flächen genau in derselben Weise die Lage einer festen Achse im Raume, wie in dem oben besprochenen Falle des Kugelgelenkes die Kugelfläche die Lage eines festen Punktes bestimmt. Beispiele dieses Gelenkes bieten die Fingergelenke, das Sprunggelenk und andere mehr.

Eine zweite Form des einachsigen Gelenkes ist das Zapfengelenk (Drehgelenk), dessen Mechanismus ganz derselbe ist wie der des Gewerbegelenkes, nur daß die Richtung des Knochens, um dessen Bewegung es sich handelt, in die Längsrichtung des Zylinders fällt. Statt einer Winkeldrehung um die Achse des Gelenkes findet daher eine bloße Rollung des bewegten Knochens um seine eigene Längsachse statt. Bei dieser Form sind Seitenbänder nicht wesentlich. Das vornehmste Beispiel bildet die Verbindung des *Capitulum radii* mit der Incisur der Ulna und dem *Ligamentum anulare.*

Diese beiden Formen können dadurch, daß die Leitfurche schief über die Zylinderfläche hinzieht, und auf diese Weise einen Schraubengang bildet, in zwei Formen des Schraubengelenkes übergehen. Die Bewegung hat dabei die Eigentümlichkeit, daß sie in Drehung um eine feste Achse besteht, mit der zugleich eine Parallelverschiebung längs der Achse verbunden ist. Als ein höherer Grad von Bewegungsfreiheit erscheint aber diese Bewegung nicht, weil die Verschiebung auf der Achse nicht frei, sondern durch die schräge Leitfurche erzwungen ist. Die Bewegung längs der Achse kann daher nicht beliebig zu der Drehung hinzugefügt werden und vermehrt daher auch nicht die Freiheit. Als Beispiele der ersten Art Schraubengelenke sind zu nennen das Sprunggelenk, das indessen beim Menschen mehr einem reinen Gewerbegelenk gleicht, das Ellenbogengelenk, bei dem indessen die Schraubenform nur als individuelle Eigentümlichkeit vorkommt [1]). Als ein Drehgelenk mit Schraubencharakter ist nach Henke das gemeinsame Gelenk zwischen Zahnfortsatz und Condylen des Epistropheus einerseits und Atlas andererseits aufzufassen.

Wenn der Querschnitt des Gelenkkopfes an Stelle der kreisförmigen Krümmung eine nach der Streckseite abnehmende Krümmung zeigt, so daß die Form des Querschnittes eine Spiralkurve bildet, so geht das Gewerbegelenk in das sogenannte Spiralgelenk über, das die Eigentümlichkeit hat, daß bei der Streckung infolge des zunehmenden Abstandes der Fläche von ihrer ursprünglichen Krümmungsachse der bewegte Knochenteil von der ursprünglichen Drehungsachse des Gelenkes abrücken muß. Dadurch werden die Seitenbänder angespannt und das Gelenk, das in der Beugestellung, in der die Berührung der Knochen an der Stelle der stärksten

[1]) J. W. Hultkranz, Das Ellenbogengelenk und seine Mechanik, Jena 1897, S. 74.

Krümmung stattfindet, schlottert, steht in der Streckstellung fest. Für diesen Mechanismus bildet, wenn man von mannigfachen besonderen Verhältnissen absieht, das Kniegelenk ein Beispiel [1]).

7. Ginglymarthrodie.

An dieser Stelle möge als eine Gelenkform für sich die sogenannte Ginglymarthrodie erwähnt werden. Diese wird beschrieben als mit einem teils walzenartigen, teils kugelförmigen Kopfe versehen und soll an der Basis der Finger zu finden sein. Die hier vorhandenen Gelenkköpfe sind aber, soweit die Flächenform überhaupt bestimmbar ist, ganz kugelförmig, und wenn trotzdem in gebeugter Stellung keine seitliche Bewegung stattfinden kann, so liegt dies nicht an der Form der Fläche, sondern daran, daß sich in dieser Stellung die Seitenbänder spannen. Der Mechanismus ist also ganz ähnlich dem des Spiralgelenkes, nur daß die Spannung hier nicht durch eine Abweichung der Fläche von der gleichmäßigen Gestalt, sondern durch eine exzentrische Anheftung der Bänder hervorgerufen wird.

8. Wackelgelenk, Doppelgelenk, zusammengesetztes und kombiniertes Gelenk.

Soweit entspricht wenigstens ungefähr der Bau der Gelenke einfachen Mechanismen, die die mathematischen Bedingungen der Bewegungsfreiheit der ersten drei Grade erfüllen. Es kommt nun aber eine Reihe weiterer Gelenkformen vor, die man nicht von diesem Gesichtspunkte aus betrachten kann. Bei diesen ist weder die Form des Mechanismus noch die der Bewegung irgend einer vorherrschenden Richtung angepaßt. Solche Gelenke werden als Wackelgelenke oder Gelenke mit unbestimmten Achsen bezeichnet. Vom mechanischen Standpunkt sind diesen Gelenken zuzurechnen die sogenannten Doppelgelenke, bei denen durch Einschiebung eines Zwischenknorpels zwischen die beiden Gelenkteile der gangbestimmende Einfluß der Flächenform stark beeinträchtigt ist. Andererseits kann durch solche Einschiebung die Freiheit der Bewegung so weit vermehrt werden, daß sie über den dritten Grad hinausgeht, und zwar gleich bis zum fünften. Dieser Grad der Bewegungsfreiheit besteht darin, daß ein Punkt des beweglichen Körpers nur innerhalb einer bestimmten Fläche bewegt werden kann, während der Körper sich im übrigen frei um diesen Punkt drehen kann. Beim Doppelgelenk besteht ähnliches, insofern der Gelenkkopf auf dem Zwischenknorpel frei beweglich ist, und der Zwischenknorpel selbst auf der Pfanne umherzugleiten vermag. Der Begriff des Doppelgelenkes kann auch auf solche Fälle ausgedehnt werden, bei denen an Stelle eines bloßen Zwischenknorpels größere Knochenteile zwischen zwei Gelenke eingeschaltet sind. Hierbei ist die Zunahme der Bewegungsfreiheit im eben erörterten Sinne sehr merklich. Ein Beispiel hiervon gewährt die Einschiebung der Handwurzelknochen zwischen Hand und Unterarm. Als Kennzeichen dieses Falles ist der Umstand anzusehen, daß dem eingeschobenen Zwischenstück keine selbständige Bewegungen durch daran angreifende Muskeln zukommen.

---

[1]) W. u. E. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, 2. Teil, Göttingen 1836, § 68.

An diese Darstellung des Doppelgelenkes schließt sich die Betrachtung der Bewegungsweise mehrfacher Gelenke überhaupt an. Einen Fall solcher gemeinsam wirkenden mehrfachen Gelenke bildet die Wirbelsäule mit ihren vielen Einzelgelenken. Für gewisse Zwecke ist diese Anschauung auch auf die Reihe sämtlicher Gelenke einer Extremität zu übertragen, nämlich wenn es gilt, die Bewegungsfreiheit des letzten Gliedes der Extremität zu ermitteln. Es ist klar, daß diese sich summiert aus den Bewegungsmöglichkeiten aller proximal gelegenen Gelenke, und daß die dazwischen liegenden Knochen, was die bloße Form der Bewegung betrifft, Schaltstücke darstellen, die dem Zwischenknorpel eines Doppelgelenkes analog sind. Volkmann[1]) hat zuerst die auf diese Weise entstehende Gesamtbeweglichkeit einzelner Körperteile untersucht.

Es sind schließlich noch zwei Arten der Gelenkverbindung zu nennen, für die man besondere Bezeichnungen eingeführt hat, ohne daß dazu eigentlich Ursache war. „Zusammengesetztes Gelenk" nennt man ein Gelenk, in dem mehrere physiologisch unabhängige Mechanismen eine anatomische Einheit bilden, wie z. B. das Ellenbogengelenk, das Hand- und Fußgelenk.

„Kombiniertes Gelenk" nennt man solche Gruppen von Gelenken, die gemeinsam einen einheitlichen Mechanismus bilden, obschon sie örtlich getrennt sind. Als Beispiel werden gewöhnlich die Kiefergelenke angeführt, doch können gerade diese auch als Einzelgelenke bewegt werden. Ein besseres Beispiel bildet das proximale und distale Gelenk zwischen Radius und Ulna, in denen bei der Pronation und Supination gleichzeitige Drehung stattfindet. Beliebige andere Gelenke, z. B. die Hüftgelenke beim Rumpfbeugen, die Schulter- und Ellenbogengelenke bei gleicharmiger Tätigkeit können mit demselben Recht als „kombiniertes Gelenk" zusammengefaßt werden.

II. Bewegung eines Einzelgliedes gegen den Gesamtkörper in einer Ebene.

1. Drehungsmoment der Schwere.

Soll nun die Bewegung eines einzelnen Gliedes gegen den im übrigen starr und unbeweglich gedachten Körper betrachtet werden, so kann diesem Gliede durch Vermittelung irgend eines der erwähnten Gelenkmechanismen ein verschiedener Grad der Bewegungsmöglichkeit verliehen sein. Die Betrachtung wird offenbar um so einfacher ausfallen, je geringer die Bewegungsfreiheit des betreffenden Gliedes ist. Es soll daher zuerst die Bewegungsfreiheit vom ersten Grade, also die Bewegung des Gliedes um eine feste Gelenkachse, betrachtet werden. Um eine konkrete Vorstellung von einem entsprechenden Falle zu gewinnen, denke man sich den ganzen Körper mit Ausnahme des einen Ellenbogengelenkes starr und unbeweglich und nur den einen Unterarm samt der Hand, als ein einziges wiederum in sich starr gedachtes Glied, beweglich, und zwar soll die Beweglichkeit, wie es tatsächlich beim Ellenbogengelenk annähernd zutrifft, auf eine Ebene (sagittale Ebene) beschränkt sein. Statt auf den menschlichen Körper, an dem die zu betrachtenden mechanischen Verhältnisse nur in angenähertem Maße aufgefunden werden, kann man die nachfolgenden Betrachtungen mit Vorteil

[1]) Volkmann, Über die Drehbewegung des Körpers, Virchows Arch. 56, 467, 1872.

auf ein Modell beziehen, das aus einer größeren starren Masse (dem Rumpf) besteht, an der eine kleinere längliche Masse (der Arm) in einem genau gearbeiteten Scharnier beweglich befestigt ist.

Um zu möglichst einfachen und bestimmten Vorstellungen zu gelangen, sei neben diesen Annahmen nun auch noch die gemacht, daß der Arm als eine einzige, um den Gelenkpunkt in der angenommenen (sagittalen) Ebene bewegliche gerade Linie gedacht werde, auf der der Schwerpunkt des Armes, der Angriffspunkt der bewegenden Muskelkraft und der Gelenkpunkt selbst gelegen sind. Diese Annahmen pflegt man bei den meisten Betrachtungen über die Bewegung der natürlichen Gliedmaßen vorauszusetzen, indem man von der „Längsachse" des betreffenden Gliedes spricht.

Es verdient erwähnt zu werden, daß O. Fischer, indem er die Längsachse als die Verbindungslinie zwischen den wirklichen Bewegungsmittelpunkten der Endgelenke jedes Gliedabschnittes definierte und die Lage der Gliedschwerpunkte zu diesen Linien bestimmte, so geringe Abweichungen fand, daß die obige Annahme für die Schwerpunkte als tatsächlich zutreffend bezeichnet werden darf.

Wenn nun der Körper aufrecht steht und das mit ihm gelenkig verbundene Glied senkrecht herabhängt, so wirkt die Schwere des Gliedes als eine in dessen Schwerpunkt angreifende lotrecht nach unten gerichtete Kraft. Diese Kraft findet in der Befestigung des Gliedes am Gelenk einen Widerstand, den man sich als eine genau ebenso stark wie die Schwere in entgegengesetzter Richtung wirkende Gegenkraft vorstellen kann. Diese beiden Kräfte heben einander auf, so daß das Glied in Ruhe verharrt. Der Widerstand oder die Gegenkraft wird unmittelbar von dem Körper geleistet, der wiederum einen Rückhalt an der Unterlage findet, auf der er steht, so daß die Schwere des Gliedes sich durch den Körper auf die Unterlage überträgt, oder, wie man es gewöhnlich ausdrückt, sich zur Schwere des Körpers addiert.

Denkt man sich das Glied nun nicht senkrecht hängend, sondern in einer schrägen Lage, so bleibt die Wirkung der Schwere dieselbe, und es besteht infolgedessen wie vorhin eine auf das Glied im Schwerpunkt senkrecht nach unten wirkende Kraft, und eine gleich große im Gelenkpunkt senkrecht nach oben wirkende Kraft. Nur heben die beiden Kräfte einander in diesem Falle nicht auf, sondern sie bilden ein sogenanntes Kräftepaar, dessen Wirkung darin besteht, in dem Gliede ein Drehungsbestreben hervorzubringen.

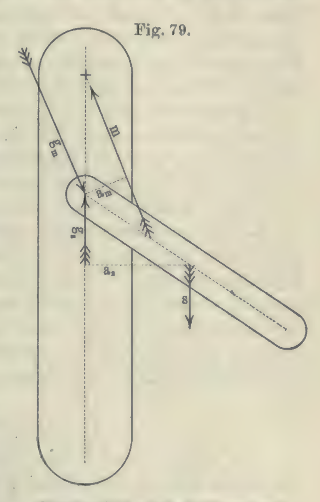
Unter Drehung ist hier Bewegung des Gliedes um eine Querachse zu verstehen. Der Unterarm dreht sich, wenn er gebeugt und gestreckt wird, um die Ellenbogengelenkachse. Drehung um die Längsachse wird als „Rollung" unterschieden.

Die Größe dieser drehenden Einwirkung heißt das Drehungsmoment des Kräftepaares und wird gemessen durch die Größe der einen Kraft multipliziert mit dem Abstand der Angriffspunkte der Kräfte, senkrecht zur Richtung der Kräfte gemessen.

Infolge dieses Drehungsmomentes hat das Glied in der gedachten schrägen Lage das Bestreben, durch Drehung um den Gelenkpunkt in die senkrechte Lage überzugehen. Je mehr sich die schräge Lage der senkrechten nähert, desto kleiner wird das Drehungsmoment, weil der Abstand der beiden Kräfte (senkrecht zu ihrer Richtung, d. h. in diesem Falle wagerecht, gemessen) immer kleiner wird.

2. Drehungsmoment eines Muskels.

Im lebenden Körper sieht man bekanntlich die Gliedmaßen häufig in beliebiger schräger Stellung annähernd in Ruhe verharren. In diesen Fällen muß durch innere Kräfte dem Drehungsmoment der Schwere Widerstand geleistet werden. Dies geschieht, indem durch die Anspannung der Muskeln Zugkräfte ausgeübt werden, die ein dem Drehungsmoment der Schwere gleiches aber entgegengesetztes Drehungsmoment hervorbringen. Dann heben die beiden Drehungsmomente einander gegenseitig auf, und das Glied verharrt in Ruhe. Einfacher pflegt man zu sagen, der Zug des Muskels hält dem Zug der Schwere das Gleichgewicht.



Gleichgewicht zwischen Schwere und Muskelzug.

Der Muskelzug m ruft im Gelenkpunkt eine ihm gleiche parallele entgegengesetzte Kraft g_m hervor, mit der er ein Kräftepaar bildet, dessen Moment $m \cdot a_m$ das Glied nach oben zu drehen strebt. Die Schwere s, die im Schwerpunkt des Gliedes wirkt, ruft im Gelenkpunkt eine ihr gleiche entgegengesetzte parallele Gegenkraft g_s hervor, mit der sie ein Kräftepaar bildet, dessen Moment $s \cdot a_s$ das Glied abwärts zu drehen strebt.

Um die Wirkungsweise eines Muskels ganz im allgemeinen zu untersuchen, empfiehlt es sich, eine Reihe vereinfachender Annahmen zu machen [1]). Ebenso wie oben das Glied als ein starrer Körper, das Gelenk als eine einzige scharf bestimmte Achse betrachtet wurde, soll die Muskelwirkung als eine auf einer einzigen Linie wirkende Zugkraft aufgefaßt werden, die an einem einzigen Punkte des Gliedes angreift. In Wirklichkeit bestehen zwar ganz andere Verhältnisse, doch darf man sagen, daß in jedem Augenblicke die Wirkung selbst größerer Muskelgruppen durch eine einzige solche ideale lineare Kraft ersetzt gedacht werden kann.

Bei der Auffassung des zu bewegenden Teiles als Linie und des bewegenden Muskels als lineare Zugkraft kann eine vollkommene Übereinstimmung zwischen Zugrichtung und Richtung des Knochens vorkommen. Dieser Fall ist in Wirklichkeit unmöglich, weil die Dicke der Knochen und der Muskeln nur eine seitliche Anlagerung, keine absolute Übereinstimmung der Lage erlaubt. Die Annahme hat aber trotzdem nichts unnatürliches, sie stellt nur eine Übertreibung der Verhältnisse dar, die in etwas geringerem Grade auch bei möglichst großer Annäherung des ziehenden Muskels an den Knochen eintreten.

Denkt man sich den Muskelzug im Schwerpunkte des Gliedes angreifend, so ist es klar, daß er, wenn er ebenso stark wie die Schwere senkrecht nach

[1]) Es könnte auffallen, daß in der vorliegenden Darstellung fast ausschließlich von schematisch vereinfachten Verhältnissen die Rede ist. Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei hierzu bemerkt, daß die Gesetze der Muskelmechanik, wie sie an anderen Stellen etwa geradezu am Fall der Muskeln und Knochen erläutert werden, eben dieselben sind, die, streng genommen, nur unter den hier ausdrücklich aufgeführten Vereinfachungen gültig sind. Die Abweichungen, die in jedem praktischen Falle eintreten, sind verhältnismäßig leicht für den einzelnen Fall in Anschlag zu bringen.

oben sieht, der Schwere das Gleichgewicht halten wird. Ist er stärker als die Schwere, so wird nur ein Teil des Muskelzuges durch die Schwerkraft aufgehoben, ein anderer Teil bleibt wirksam. Dieser strebt das Glied nach oben zu ziehen, und ruft, ganz wie vorhin die Schwere, in dem Gelenk eine ihm gleiche und entgegengesetzte Druckkraft hervor, mit der er ein Kräftepaar bildet, dessen Drehungsmoment gemessen wird durch das Produkt: Größe der Muskelkraft vermindert um die der Schwere multipliziert mit dem Abstande (wagerecht gemessen) des Gelenkes von dem Muskel. In diesem Falle strebt also das Glied unter dem Einfluß des Muskelzuges sich nach oben zu drehen und die Lage senkrecht nach oben einzunehmen.

In diesem Falle hat der Muskelzug, der stärker ist als die Schwere, ein Drehungsmoment erzeugt, das der Schwere entgegengesetzt ist. Wenn nun der Muskelzug nicht im Schwerpunkte des Gliedes, sondern wie es meist der Fall ist, näher am Gelenkpunkte angreift, so wird dadurch im allgemeinen sein Drehungsmoment vermindert, weil der wagerecht gemessene Abstand des Muskels vom Gelenkpunkte geringer wird. Auf diese Weise kann die angenommene größere Kraft des Muskelzuges gegenüber der Schwere ausgeglichen werden, so daß Gleichgewicht besteht. Es ist dann eben das Drehungsmoment der Schwere, also das Produkt der Größe der Schwerkraft und ihres Abstandes von dem Gelenkpunkte gleich dem des Muskelzuges, nämlich dem Produkt der (größeren) Kraft des Muskelzuges und ihres (kleineren) Abstandes vom Gelenkpunkt.

3. Schräger Zug des Muskels.

Bis hierher ist der Muskelzug als senkrecht nach oben wirkend angenommen worden. In Wirklichkeit pflegt der Muskel, der ein Glied in Bewegung setzt, vom Rumpf oder einem fixierten oberen Gliede zu kommen, und schräg an das Glied anzugreifen.

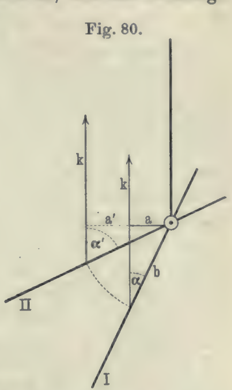
Es soll nun dieser Fall besprochen werden, daß der Muskel zwar in der senkrechten Ebene, in der das Glied bewegt gedacht wird, verläuft, aber nicht senkrecht, sondern schräg, etwa von einem Punkte über dem Gelenk zu einem Punkte des schräg nach unten hängenden Armes verläuft. Die obige Betrachtung läßt sich ohne weiteres auch auf diesen Fall übertragen, wenn man nur beachtet, daß der eine Faktor bei Berechnung des Drehungsmomentes, nämlich der Abstand des Muskels vom Gelenkpunkt, senkrecht auf die Richtung des Muskels gemessen werden muß. Daraus ergibt sich für die schräge Richtung des Muskels ein kleinerer Abstand als für die lotrechte. Es muß also, damit das Drehungsmoment des Muskelzuges bei schräger Zugrichtung ebenso groß wird wie bei senkrechter, die Kraft des Muskels größer sein. Mit anderen Worten, die Kraft des Muskelzuges wirkt bei schrägem Zuge weniger stark drehend auf das Glied als bei senkrechtem Zuge [1]).

---

[1]) In diesem Punkte zeigt sich der Vorzug derjenigen Betrachtungsweise, die die Lehre vom Drehungsmoment zugrunde legt, gegenüber der, die von der Anschauung der Hebel ausgeht. Im ersten Falle ist das Drehungsmoment bei schrägem Zuge ohne weiteres auf dieselbe Weise bestimmt wie bei senkrechtem Zuge, im anderen Falle muß die Wirkung des schrägen Zuges erst nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegt werden, um die wirksame Größe des Muskelzuges zu finden.

Geht man nacheinander von der Stellung lotrecht nach unten bis zur Stellung lotrecht nach oben die verschiedenen Stellungen durch, die das Glied unter dem Einfluß senkrechten Muskelzuges annehmen kann, so findet man, daß für gleichbleibende Kraft und Richtung des Muskelzuges die Größe des Drehungsmomentes sich mit dem Abstande des Muskels vom Gelenkpunkt ändert. Dieser Abstand ist aber gleich dem Abstande des Muskelansatzes vom Gelenkpunkt, multipliziert mit dem Sinus des Winkels, den der Muskelzug mit deren Richtung des Gliedes macht. Wenn die Richtung des Muskelzuges und die des Gliedes zusammenfallen, wie bei lotrechter Stellung des Gliedes, ist der Winkel $= 0$ oder $= 180^0$, der Sinus mithin $= 0$, also auch das Drehungsmoment gleich Null, bei den dazwischen liegenden Stellungen nimmt der Winkel die dazwischen liegenden Werte an, und das Drehungsmoment verändert sich in demselben Maße wie der Sinus des Winkels, oder wie man kurz zu sagen pflegt, nach der Sinuskurve.

Fig. 80.



Das Drehungsmoment des Muskelzuges k ist in der Stellung I $= k \cdot a$, in der Stellung II $= k \cdot a'$. a und a' sind aber $= b \sin \alpha$ und $b \sin \alpha'$. Das Drehungsmoment verhält sich also wie der Sinus des Winkels α.

Diese Betrachtung zeigt, daß unter der Annahme, die für viele Fälle annähernd zutrifft, daß der Muskel mit unveränderter Richtung und gleichbleibender Kraft zöge, die Kraft, mit der der Muskel bewegend auf das Glied einwirkt, sich mit fortschreitender Bewegung nach einem bestimmten Gesetz (eben dem der Sinuskurve) ändern würde.

Es mag nun gleich hier eine Übersicht über die verschiedenen Umstände eingeschaltet werden, durch die sich die in Wirklichkeit vorhandenen Verhältnisse von den hier angenommenen unterscheiden: 1. In den wirklichen Gelenken ist die Drehachse nicht genau bestimmt, sondern ändert während der Bewegung ihre Lage. 2. Der Muskelansatz liegt wegen der Dicke des Knochens und der häufig vorhandenen Vorsprünge nicht auf der Längsachse des Gliedes, und daher ist auch der Winkel zwischen Zugrichtung des Muskels und Längsachse des Gliedes nicht ohne weiteres gegeben. 3. Die Lage des Ansatzes ist nicht genau anzugeben, weil dieser eine größere Fläche am Knochen darstellt. 4. Die Zugrichtung der verschiedenen Teile des Muskels kann erheblich verschieden sein. 5. Die Richtung des Zuges kann durch Knochenvorsprünge abgelenkt sein, so daß sie mit der des Muskels nicht übereinstimmt. Es gilt dann der allgemeine Grundsatz, daß der letzte Teil der Zugrichtung, zwischen dem bewegten Ansatzpunkt und dem ablenkenden Vorsprung, die maßgebende Richtung darstellt. Aber es kann der Fall eintreten, wie z. B. bei der Schwanzsehne des Biceps, daß die Sehne nur bei gewissen Stellungen (beim Biceps die Streckstellung des Unterarmes) auf dem Knochenvorsprung ruht, und in anderen Stellungen frei zum Ansatzpunkt verläuft. Dann ist für die ersteren Fälle die veränderte Richtung, für die zweiten die Richtung des Muskels selbst maßgebend, und der Ansatzwinkel, mithin dessen Sinus, ändert sich nicht nach der einfachen Sinuskurve, sondern

nach einer Kurve die aus zwei verschiedenen Sinuskurven zusammengesetzt ist. 6. Die Kraft des Muskelzuges selbst ist nicht gleichförmig, sondern nimmt, wie Versuche aus der allgemeinen Muskelphysiologie lehren, mit zunehmender Verkürzung sehr rasch ab.

Durch alle diese Umstände wird die Einwirkung der Muskeln im allgemeinen in der Weise verändert, daß das Drehungsmoment sich verhältnismäßig wenig ändert. Während beispielsweise nach dem oben dargestellten theoretischen Schema der Muskel bei lotrechter Stellung des Gliedes überhaupt kein Drehungsmoment ausübt, ist im praktischen Falle, beim Biceps, die Wirkung bei gestrecktem Arm nur etwa um die Hälfte schwächer als bei der günstigsten Stellung [1]).

4. Seitlicher Zug des Muskels.

Ebenso wie sich bei der vorhergehenden Betrachtung das Drehungsmoment des Muskels am größten zeigte, wenn der Muskelzug senkrecht auf die Längsachse des Gliedes gerichtet war, und desto kleiner, je schräger der Muskelzug gerichtet ist, ebenso fällt auch das Drehungsmoment kleiner aus, wenn der bisher außer Betracht gelassene Fall eintritt, daß die Richtung des Muskelzuges aus der Ebene, in der sich das Glied bewegt, abweicht. Bisher ist angenommen worden, daß sich das Glied in einer Sagittalebene bewege, und daß der Muskel ebenfalls seinen Ursprung und Ansatz in dieser selben Ebene habe. Nun kann aber ein Muskel auch von einer beliebig seitlich gelegenen Stelle aus an die Längsachse des Gliedes herantreten, und auf diese Weise einen im Raum schrägen Zug ausüben. Dieser schräge Zug wird ebenso wie in der obigen Betrachtung des Muskelzuges in der Bewegungsebene eine gleiche und entgegengesetzte Druckkraft im Gelenk hervorbringen, die mit ihm ein Kräftepaar bildet. Aber die Ebene, in der dies Kräftepaar liegt, wird nicht, wie oben die Sagittalebene sein, in der die Bewegung stattfindet, sondern eine schräge Ebene. Die Wirkung des schrägen Zuges wird also die sein, ein Bestreben zur Drehung des Gliedes in schräger Ebene hervorzubringen. Der ursprünglichen Annahme gemäß kann sich aber das Glied nur in sagittaler Ebene bewegen, weil es durch den Bau des Gelenkes an seitlicher Abweichung gehindert ist. Die Folge davon ist, das von der drehenden Wirkung des schrägen Zuges nur ein Teil zur Geltung kommt, und zwar der Teil, der in die Sagittalebene fällt. Man findet daher in diesem Falle das wirksame Drehungsmoment des schrägen Muskels, indem man diejenige Strecke, die Größe und Richtung seines Zuges darstellt, auf die sagittale Ebene projiziert, und das Drehungsmoment der Projektion in Rechnung bringt.

Die gleichzeitige Einwirkung mehrerer in der Bewegungsebene oder schräg zu ihr angreifender Muskeln wird einfach durch Addition ihrer einzelnen Drehungsmomente gefunden.

---

[1]) W. Braune und O. Fischer, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellenbogengelenk des Menschen, Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch. **15** (3), 245, Taf. V.

III. Bewegung eines Einzelgliedes, das mit dem Körper durch ein mehrachsiges Gelenk verbunden ist.

1. Zug eines einzigen Muskels.

Alles Vorhergehende bezog sich auf die Bewegung eines Gliedes, das mit dem Körper durch ein einachsiges Gelenk verbunden gedacht war, und sich infolgedessen nur in einer (sagittalen) Ebene um die feste Achse des Gelenkes bewegen konnte. Dieser Fall tritt annähernd für die Gewerbegelenke ein, gilt also für die meisten der großen Gelenke des Körpers, nämlich Ellenbogengelenk, Kniegelenk und Fußgelenk. Außerdem aber ist die Bewegung der anderen Gelenke in sehr vielen Fällen auch auf eine Ebene beschränkt, wie z. B. die gewöhnlichen Bewegungen des Beines fast ausschließlich in der Sagittalebene vor sich gehen. Daher können die Betrachtungen über die Bewegung in der Ebene in viel ausgedehnterem Maße auf praktische Fälle angewendet werden, als die nachfolgenden über Bewegung im Raume.

Ist das Glied durch ein Gelenk vom zweiten oder dritten Grade der Freiheit mit dem Körper verbunden, so ist es im Raume beweglich, d. h. es kann nicht bloß in einer Ebene gebeugt und gestreckt, sondern auch in den auf die erste senkrechte Ebene adduziert und abduziert, und durch alle dazwischen liegenden Ebenen hindurch und darin umhergeführt werden. Diese vermehrte Bewegungsfreiheit macht aber in der Form der Bewegung, die unter der Einwirkung einer einzelnen Zugkraft (Muskel) entsteht, keinen Unterschied. Es möge, wie oben, das Modell des Körpers aufrecht stehen, das Glied wagerecht in der Sagittalebene ausgestreckt sein, und es möge ein Muskelzug in der Sagittalebene von oben her an das Glied angreifen. Der Zug des Muskels strebt den Ansatzpunkt dem Ursprungspunkt zu nähern, wenn also der Ursprungspunkt in der Sagittalebene gelegen ist, wie eben angenommen wurde, bewegt sich der Ansatzpunkt, und mit ihm die Längsachse des Gliedes in der Sagittalebene, auch ohne daß von seiten des Gelenkes ein Zwang besteht.

Wirkt aber der Muskelzug in einer beliebigen anderen Ebene, so findet vermöge der allseitigen Bewegungsfreiheit des Gliedes die Bewegung in dieser Ebene statt. Die Bewegung innerhalb dieser, durch die Richtung des Muskelzuges bestimmten Ebene geht gerade so vor sich, als sei das Gelenk ein einachsiges, das Bewegung nur in dieser Ebene gestattete.

Die umgekehrte Aufgabe, für einen gegebenen Muskelzug die Momente zu finden, die er auf drei gegebene Achsen eines dreiachsigen Gelenkes ausübt, hat A. Fick[1]) ausführlich bearbeitet.

2. Zug mehrerer Muskeln.

Ein wesentlicher Unterschied in der Bewegungsform eines Gelenkes von höherem Grade der Bewegungsfreiheit tritt erst ein, wenn die gleichzeitige Wirkung mehrerer Muskeln in Betracht gezogen wird. Während beim einachsigen Gelenk die Bewegung auf eine bestimmte Ebene beschränkt ist, so

---

[1]) A. Fick, Spezielle Bewegungslehre in Hermanns Handb. d. Physiol. 1, 299, Leipzig 1879.

daß die Wirkung mehrerer, in verschiedenen schrägen Ebenen liegender Muskeln sich nur zu einer Wirkung in der durch das Gelenk vorgeschriebenen (in obiger Darstellung der sagittalen) Ebene summieren kann, wird bei dem freieren Gelenk, wie eben ausgeführt, die Ebene der Bewegung durch die Zugrichtung der Muskeln selbst bestimmt. Sind nun mehrere Muskeln vorhanden, so entsteht die Frage, in welcher Ebene das Glied sich bewegen wird. Die Auflösung ist gefunden, sobald man erst für zwei Zugkräfte in verschiedenen Ebenen die gemeinsame Wirkung bestimmen kann, denn man hat es dann in der Hand, diese gemeinsame Wirkung mit der einer dritten gegebenen Zugkraft zu vereinigen, und so bis zur gemeinschaftlichen Wirkung beliebig vieler einzelner Zugkräfte zu gelangen.

Die Vereinigung zweier in beliebigen verschiedenen Ebenen unter beliebiger Richtung auf das bewegliche Glied wirkenden Zugkräfte ist nun in der Weise zu bewerkstelligen, daß man erst die beiden gegebenen Zugkräfte durch zwei Zugkräfte ersetzt, die in einem und demselben Punkt der Längsachse des Gliedes angreifen und auf diesem senkrecht stehen. Diese Umformung der gegebenen Kräfte ist in allen Fällen möglich, weil das Drehungsmoment der Kräfte in ihren Ebenen aus dem Produkt zweier Größen, der Größen der Kräfte und ihres Abstandes vom Drehpunkt besteht. Wenn man also in dem Drehungsmomente derjenigen der beiden gegebenen Kräfte, die den kleineren Abstand vom Drehpunkt hat, die Größe der Kraft in demselben Maße verkleinert, in dem der Abstand vergrößert werden muß, um dem der anderen gegebenen Kraft gleich zu sein, so hat man nun eine Ersatzkraft berechnet, die dasselbe Drehungsmoment besitzt wie die eine gegebene Kraft und dabei den gleichen Abstand von dem Drehpunkt hat, wie die andere gegebene Kraft. Die Größe der Drehungsmomente ändert sich nun nicht, wenn man bei gleichbleibendem Abstande vom Drehpunkt die Richtung der Kräfte ändert, und folglich ist man imstande, die beiden Kräfte in ihren Ebenen so zu drehen, bis die Strecken, die den Abstand messen, in die Längsachse des Gliedes fallen. Dann hat man zwei Kräfte, die an demselben Punkte der Längsachse des Gliedes senkrecht auf dessen Richtung angreifen, und deren Wirkung der den beiden gegebenen Kräften gleich ist. Die Richtung und Größe der Gemeinwirkung beider Kräfte ist dann nach dem Satze vom Parallelogramm der Kräfte als die Diagonale eines Parallelogramms zu finden, das die beiden Kräfte zu Seiten hat.

Ist so die gemeinsame Wirkung zweier auf das frei bewegliche Glied von beliebigen Stellen aus gleichzeitig wirkender Zugkräfte bestimmt, so gilt das Ergebnis nur für diejenige Stellung, in der sich das Glied in dem gegebenen Augenblick befindet. Denn indem sich das Glied unter dem Einfluß der gefundenen Gemeinkraft bewegt, wird sich die Lage der Muskeln und somit auch ihr Abstand vom Drehpunkt im allgemeinen auf ganz verschiedene Weise verändern, so daß auch die gemeinsame Wirkung andere Richtung und Größe annehmen kann. Es ist also schon unter den hier angenommenen Voraussetzungen linearer Gliedachsen und gleichartiger Zugkräfte die Bestimmung der Bewegung eines einzigen starren Gliedes in einem Gelenke von mehreren Graden der Freiheit eine verwickelte Aufgabe. Es sei nun noch ein Punkt erwähnt, der in gewissen Fällen in der Wirklichkeit besondere Beachtung verdient.

Tatsächlich setzen sich die Muskeln nicht als lineare Zugkräfte an die Längsachse des Knochens an, sondern durch Sehnen von beträchtlicher Dicke und Breite an die Oberfläche des Knochens, dessen Durchmesser nicht selten von gleicher Größenordnung ist wie beispielsweise der Abstand des Muskels vom Drehungspunkt. Diese Verhältnisse können für die allgemeine Betrachtung

meist außer acht gelassen werden, besonders dann, wenn wenigstens der Ansatzpunkt des Muskels in derselben Ebene liegt wie die Längsachse des Knochens und der Ursprungspunkt. Gewisse Muskeln aber verlaufen streng genommen gar nicht auf die Längsachse des Knochens zu, sondern vielmehr seitlich an ihr vorbei, schlingen sich um den Knochen, und sind erst dann in ihrem weiteren Verlauf an einer beliebigen Stelle des Knochenumfangs befestigt. Dadurch üben sie auf den Knochen, sofern er Bewegungsfreiheit vom dritten Grade besitzt, und sich also um sich selbst zu drehen imstande ist, keine unmittelbar bewegende, sondern vermöge ihrer seitlichen (tangentialen) Anlagerung eine um die Längsachse drehende, rotierende, torquierende, „rollende" Wirkung aus. Das vornehmste Beispiel dieser Wirkungsweise bietet die Schwanzsehne des Biceps in ihrer Anheftung an den Radius. Andere Beispiele sind insbesondere unter den Muskeln zu finden, die vom Rumpf zum Oberarm ziehen und dessen Rotation bewirken. Damit indessen durch den seitlichen Zug eine Abwickelung der Sehne, also eine Rollung des Knochens erfolgt, muß eine Gegenkraft vorhanden sein, die mit der Zugkraft des Muskels ein Kräftepaar bildet. Vermag der Knochen dem seitlichen Zuge ganz widerstandslos nachzugeben, so entsteht keine Drehung, der Muskel würde dann wirken, als griffe er an der Längsachse selbst an.

Dies kann man sich an einem Beispiel aus dem täglichen Leben vergegenwärtigen: Liegt ein leichtes Garnknäuel auf einer glatten Tischplatte, so kann man durch Anziehen des Fadens das Knäuel umherziehen, ohne daß sich der Faden abwickelt. Ist dagegen der Faden um einen schweren Gegenstand, sei es auch nur eine hölzerne Wickelrolle, gewunden, so wickelt er sich beim Anziehen ab. Das Gewicht der Rolle wirkt als eine in dem Schwerpunkte der Achse angreifende Kraft, die dem Zuge des Fadens entgegenwirkt und mit ihr ein drehendes Kräftepaar bildet.

Die Gegenkraft bei der Rollung der Gliedmaßen durch die Muskeln wird zum Teil durch die Festigkeit der Gelenke, zum Teil auch durch die Schwere der Glieder selbst gegeben. Zieht man z. B. am pronierten wagerecht ausgestreckten Arm einer Leiche die Bicepssehne an, so könnte, wenn der Unterarm gewichtlos wäre, eine einfache Bewegung des pronierten Unterarmes im Ellenbogengelenk stattfinden. In Wirklichkeit dreht sich zunächst der Radius, weil die Schwere ihn in der wagerechten Lage zurückhält, und die Beugung beginnt erst, wenn in äußerster Supinationsstellung die Drehungsmöglichkeit erschöpft ist.

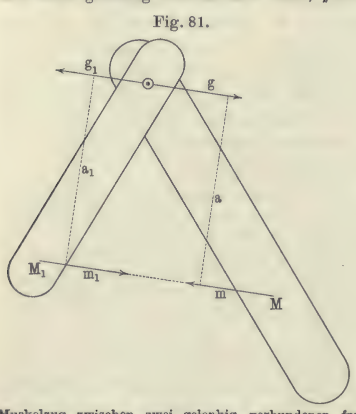
IV. Dynamische Betrachtung der Bewegung eines Einzelgliedes gegen den Körper.

Wird ein einzelnes bewegliches Glied durch vom Körper ausgehende Muskeln in Bewegung gesetzt, so entsteht durch die Bewegung selbst eine Rückwirkung auf den Körper, der daher, genau genommen, nicht vollkommen unbewegt bleiben kann. Man kann sich dies leicht veranschaulichen, wenn man bedenkt, daß der Muskelzug Ursprung und Ansatz einander zu nähern strebt, und somit am Ursprung gerade ebenso stark zieht wie am Ansatz. Für die theoretische Betrachtung kann man geradezu die Wirkung des Muskels auflösen in zwei von einander unabhängige gleiche Zugkräfte, die einander in der Richtung des Muskels entgegenstreben. Die eine greift am Ursprung,

die andere am Ansatz an. Jede ruft durch ihre Einwirkung in dem Gelenk eine ihr gleiche entgegengesetzte Druckkraft hervor, mit der sie ein Kräftepaar bildet. Diese beiden Kräftepaare streben, jedes mit gleichem aber entgegengesetztem Drehungsmoment, das eine den Körper, das andere das Glied zu drehen.

Von diesem Verhalten kann man sich anschaulicher als am Körper selbst an einem Modell überzeugen, das aus zwei gleichen, durch ein Gelenk verbundenen länglichen Massen besteht, und das man sich frei beweglich, etwa auf einer glatten Unterlage ruhend oder im Wasser schwimmend, vorstellt. Zwischen den beiden Massen sei eine starke Feder ausgespannt, und das Gelenk vorläufig auf irgend eine Weise festgestellt, so daß die Feder in gespanntem Zustande verharrt. Es werde nun plötzlich das Gelenk frei gelassen, so wird die Feder zusammenfahren, und beide gelenkig verbundenen Teile, „wie ein Taschenmesser klappt", gegen einander gezogen werden. Waren beide Teile gleich groß und gleich schwer, also mechanisch gleichwertig, so wird auch die Bewegung beider gleich sein, da vollkommene Symmetrie der Bewegungsbedingungen vorliegt. Ganz ebenso verhalten sich Körper und Glied, wenn sie durch einen dazwischen ausgespannten Muskel in Bewegung gesetzt werden.

Fig. 81.



Muskelzug zwischen zwei gelenkig verbundenen frei beweglichen Gliedern.

Der Muskelzug MM_1 kann in zwei gleiche entgegengesetzte Zugkräfte m und m_1 zerlegt werden, die jede mit einer entsprechenden Gegenkraft g und g_1 ein Kräftepaar bilden, so daß der Muskelzug beide Glieder gleichmäßig zu drehen strebt, mit dem Momente $m.a$ oder $g.a = m_1 a_1$ oder $g_1 a_1$.

Bei der überwiegenden Masse des Körpers fällt aber dessen Bewegung im Verhältnis zu der des Gliedes sehr klein aus. Noch kleiner wird sie, wenn der Körper durch äußere Widerstände unterstützt ist, z. B. indem er sich an eine Säule lehnt oder auch nur fest auf beide Füße stellt. Daher wird auch für gewöhnlich diese Wirkung des Muskelzuges ganz außer acht gelassen. Es kommen aber Fälle vor, wo diese Wirkung durchaus nicht bedeutungslos ist. Wenn beispielsweise der Körper auf einer schmalen Unterlage steht, oder sich fortbewegt, kann die Verschiebung infolge der Bewegung eines Gliedes ausreichen, den Schwerpunkt über die Grenze der Unterstützungsfläche, und den ganzen Körper ins Fallen zu bringen. Zwar der Gesamtschwerpunkt kann, wie im ersten Teil ausgeführt worden ist, allein durch die Bewegung eines Teiles nicht verschoben werden, doch bringt die Bewegung eines Gliedes zusammen mit den äußeren Widerständen, die der stehende Körper an der Unterstützungsfläche findet, auch den Gesamtschwerpunkt in Bewegung. Umgekehrt kann man öfter, etwa beim Gehen auf der Kante des Straßenbordes, wahrnehmen, daß eine seitliche Bewegung des steif gehaltenen Armes den Körper, der schon über die Kante hinaus kippen wollte, wieder zurückschiebt. Diese Fälle unterscheiden sich aber nur dadurch, daß der Einfluß der Bewegung besonders bemerkbar wird, von den unzähligen Fällen, bei denen trotz der Bewegung keine merkliche Störung

des Gleichgewichts eintritt. In allen diesen Fällen muß die Einwirkung der Bewegungen jedes einzelnen Gliedes auf den Gesamtkörper durch entsprechende Regulierung der Muskelspannungen kompensiert werden.

Endlich sei noch ein praktischer Fall erwähnt, der in neuester Zeit durch die Erörterung einer pathologischen Erscheinung, des sogenannten Kernigschen Symptoms, besondere Wichtigkeit erlangt hat[1]). Die beiden Beine, gemeinsam im Hüftgelenk gegen den Körper bewegt, stellen ein „Glied" dar, dessen Masse dem „Körper" gegenüber keineswegs verschwindet. Liegt ein Mensch flach auf dem Rücken, und strebt beide Hüftgelenke zu beugen, so streben die Beugemuskeln ebenso sehr den Rumpf zu heben wie die Beine zu heben, und es hängt nur von dem größeren oder geringeren Einfluß der Schwere auf die beiden Teile des Körpers ab, ob eine oder die andere Bewegung eintritt. In der gestreckten Rückenlage überwiegt die Schwere des Rumpfes. Soll dieser aufgerichtet werden, so muß sein Drehungsmoment durch Vorwärtsbeugen vermindert, oder das der Beine durch äußere Hilfskräfte vermehrt werden.

3. Bewegung eines aus zwei oder mehr gelenkig verbundenen Abschnitten zusammengesetzten Gliedes.

I. Bewegung eines Gliedes mit zwei beweglichen Abschnitten.

1. Wirkung der Schwere.

Der Fall, daß ein einzelnes starres Glied durch ein einziges Gelenk mit dem gleichfalls starr gedachten Körper verbunden ist, kommt in Wirklichkeit nur selten vor, weil die Gliedmaßen aus mehreren Abschnitten bestehen, die meist gegeneinander beweglich sind. Um die mechanische Bedingung der Bewegung der Gliedmaßen darzustellen, empfiehlt es sich, wegen der sehr mannigfaltigen Bewegungsformen, deren die Extremitäten an sich fähig sind, vorläufig wiederum von vereinfachenden Bedingungen auszugehen, und die Mechanik eines Modells zu untersuchen, dessen Bau dem der oberen Extremität angenähert ist. Mit einer sehr großen Masse, dem Körper, sei in einem festen, einachsigen Gelenk, dem „Schultergelenk", eine längliche Masse, der Oberarm, verbunden, an dessen Ende wiederum mit einem einachsigen Gelenk, dessen Achse der des „Schultergelenkes" parallel sein soll, eine zweite längliche Masse, „Unterarm nebst Hand", befestigt sein soll. Beide Achsen mögen in transversaler Richtung liegen, so daß die Kette der zwei Glieder nur in der Sagittalebene beweglich ist.

Die Mechanik eines derartigen Systems ist unverhältnismäßig verwickelter als die eines einzelnen beweglichen Gliedes. Denn außer der mannigfaltigeren Beweglichkeit können auch die einwirkenden Kräfte, die beim eingelenkigen Gliede immer auf gleiche Weise wirken, hier mannigfach verschieden sein.

Es ist in dieser Beziehung zu unterscheiden zwischen solchen Muskelzugkräften, die zwischen Körper und erstem Glied, zwischen erstem und zweitem Glied, und endlich zwischen Körper und zweitem Glied, mit Überspringung des ersten Gliedes, wirken. Die Wirkungsweise der letzteren Muskeln, die als zweigelenkige bezeichnet werden, bietet an sich eine Reihe verschiedener Bewegungsmöglichkeiten.

---

[1]) J. Grasset, Les nerfs articulomoteurs des membres etc., Revue de Médecins No. 2, 1903, p. 86.

Denkt man sich fürs erste den „Unterarm“ im „Ellenbogengelenk“ abgelöst, so stellt der Oberarm ein einziges Glied dar, auf das die Schwere in der Weise wirkt, wie oben bei Betrachtung des Einzelgliedes beschrieben worden ist, d. h. die im Schwerpunkt des Gliedes angreifende Schwerkraft bildet mit der ihr im Schultergelenk entgegenwirkenden Druckkraft des festen Gelenkes ein Kräftepaar, das den Oberarm abwärts dreht, bis sein Schwerpunkt lotrecht unter der Schultergelenkachse liegt. Um den Oberarm aus dieser Lage zu heben, bedarf es einer Kraft, die der Schwere entgegen arbeitet. Hängt nun an dem Oberarm im Ellenbogengelenk noch das zweite Glied, Unterarm nebst Hand, so ist es klar, daß bei der Hebung des Oberarms aus der lotrechten Stellung auch der Unterarm gehoben werden muß. Folglich summiert sich zu der Schwerewirkung auf den Schwerpunkt des Oberarms auch noch die des gesamten „Unterarm- nebst Hand“-Gewichts, und zwar als eine im Ellenbogengelenk, also in den Verbindungspunkt der beiden Massen, angreifende Kraft. Daraus ergibt sich, daß auf den Oberarm, wenn er in Verbindung mit dem Unterarm ist, die Schwere so wirkt, als sei außer der eigenen Masse des Oberarmes, die im Schwerpunkt vereinigt zu denken ist, außerdem die ganze Masse des Unterarmes in ihm vorhanden, und im Ellenbogengelenkpunkt vereinigt. Um nun diese doppelte Schwerewirkung auf eine einfachere Form zurückzuführen, denke man sich an Stelle des Oberarms einen Körper, dessen Gewichtsverteilung tatsächlich den angegebenen Bedingungen entspräche, und suche dessen Schwerpunkt auf. Dieser muß auf der Verbindungslinie vom Schwerpunkt des Oberarms und Mitte des Ellenbogengelenkes liegen und diese Linie nach dem umgekehrten Verhältnis von Masse des Oberarmes und Masse des Unterarmes nebst Hand teilen. Diesen Punkt bezeichnet O. Fischer, der zuerst die hier zu besprechenden Verhältnisse untersucht hat, als den Hauptpunkt des Oberarmes [1]). Die Schwere wirkt also auf den in gelenkigem Zusammenhang mit dem Unterarm befindlichen Oberarm so, als ob sie in dem Hauptpunkt mit der Kraft angriffe, die dem Gewichte des ganzen Armes entspricht.

Ähnlich liegt die Sache für den Unterarm. Denkt man sich den Arm in wagerechter Stellung, so ist es klar, daß die Schwere, auf alle Teile des Unterarmes gleichzeitig wirkend, diesen parallel mit sich selbst, also in wagerechter Lage zu Boden fallen machen würde. Diese Wirkung läßt sich als Wirkung einer einzigen, im Schwerpunkt angreifenden Kraft darstellen. Nun soll aber der Unterarm außerdem mit dem Oberarm im Ellenbogengelenk verbunden sein, und auf den Oberarm, wenn er in wagerechter Lage ist, wirkt die Schwere nach unten drehend ein. Folglich lastet die Schwere des Oberarmes auf dem Ellenbogengelenk, und gerade so wie vorhin für den Oberarm, besteht auch hier eine doppelte Wirkung der Schwere. Die Schwere wirkt auch auf den Unterarm so, als sei außer der Masse des Unterarms im Ellenbogengelenkpunkt die gesamte Masse des Oberarms vereinigt. Zur Vereinfachung dieser Anschauung kann man wiederum für den Unterarm den „Hauptpunkt“ berechnen, der den gemeinsamen Angriffspunkt einer die beiden Schwerewirkungen vereinigenden Kraft darstellt.

---

[1]) O. Fischer, Die Arbeit der Muskeln und die lebendige Kraft der Muskeln (Habilitationsschrift), Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Nr. 1, 20, 5, 22.

Diese Betrachtung gilt nun auch für solche Fälle, in denen die Masse eines der beiden Glieder durch äußere Widerstände vermehrt ist. Wird beispielsweise in der Hand eine Hantel geführt, so wird dadurch die Einwirkung der Schwere auf den Unterarm verändert, der Hauptpunkt des belasteten Unterarmes hat eine andere Stelle als der des unbelasteten.

2. Wirkung eingelenkiger Muskeln.

Wenn man an dem beweglichen Modell, auf das die Schwere in der angegebenen Weise wirkt, nun die Wirkungen bestimmter Muskelgruppen betrachten will, so sind mehrere Einzelfälle möglich, die im folgenden nacheinander besprochen werden sollen.

a) Ein Muskel, der vom Rumpf zum Oberarm zieht, wirkt auf diesen in der Weise, wie es oben für das Einzelglied besprochen ist. Da wir für das Ellenbogengelenk hier keine Muskeltätigkeit annehmen, es also als frei beweglich ansehen, wird Unterarm nebst Hand lotrecht herabhängen (ein Fall, der am Modell in jeder Stellung möglich ist, in Wirklichkeit wegen der Hemmungen der Gelenke nur unter bestimmten Bedingungen) oder er kann auch lotrecht über dem Ellenbogengelenk im Gleichgewicht stehen. In beiden Fällen wird der Muskel, um eine bestimmte Stellung gegenüber der Einwirkung der Schwere zu erzwingen, ein Drehungsmoment ausüben müssen, das demjenigen gleich ist, das die im Hauptpunkte des Oberarmes einwirkende Schwere des ganzen Armes hervorbringt.

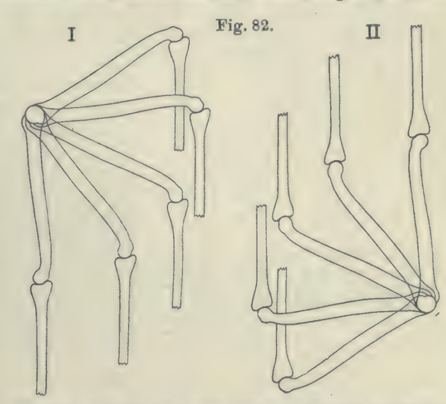


Fig. 82.

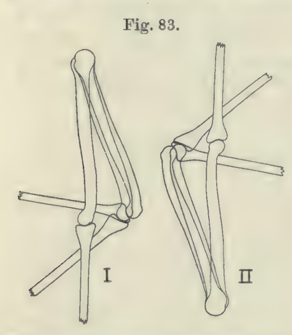
Stellungen, in denen ein eingelenkiger Muskel der Schulter der Schwere Gleichgewicht halten kann, I wenn es ein Beugemuskel, II wenn es ein Streckmuskel ist.
Es sind je fünf Stellungen angedeutet, zwischen denen unendlich viele Zwischenstufen eingeschaltet werden können. — Nach O. Fischer.

b) Ein Muskel, der vom Oberarm zum Unterarm zieht, läßt das Schultergelenk frei. Durch größere oder geringere Verkürzung erteilt er dem Ellenbogengelenk eine mehr oder minder gebeugte oder gestreckte Lage. In der dadurch hervorgebrachten Stellung ist aber der Arm im Schultergelenk frei beweglich. Hieraus folgt, daß der Muskel in diesem Falle nicht unter allen Umständen die gleiche Bewegungsform hervorbringt, sondern je nach den äußeren Umständen dem ganzen Arm eine verschiedene Stellung gibt.

Wirkt beispielsweise auf den Arm, der in der oben angenommenen Weise in der Sagittalebene beweglich gedacht werden soll, die Schwere ein, so wird er infolge der freien Beweglichkeit des Schultergelenks nur solche Stellungen einnehmen können, in denen sein Gesamtschwerpunkt lotrecht über oder unter dem Schultergelenk steht. Der Muskel beeinflußt dann

unmittelbar nur die Stellung des Unterarmes gegen den Oberarm, indem er je nach seiner Verkürzung das Ellenbogengelenk mehr oder minder stark beugt oder streckt. Im übrigen stellt sich der ganze Arm unter dem Einfluß der Schwere so ein, daß sein Gesamtschwerpunkt unter dem Schultergelenk liegt, oder er kann auch bei lotrecht über dem Schultergelenk befindlichem Gesamtschwerpunkt ins Gleichgewicht gebracht werden. Hieraus folgt, daß der vom Oberarm zum Unterarm ziehende Muskel nicht imstande ist, dem Unterarm innerhalb des Bewegungsumfanges eine beliebige Stellung zu geben, sondern er kann ihm nur eine ganz bestimmte Reihe von Lagen erteilen. Fischer hat gefunden, daß in diesen Lagen nicht nur der Gesamtschwerpunkt, sondern auch ein bestimmter unveränderlicher Punkt auf der Längsachse des Unterarmes, der als „Richtpunkt" [1]) bezeichnet wird, senkrecht unter oder über dem Schultergelenk steht. Die Lage dieses Richtpunktes hängt ab von der Lage der Einzelschwerpunkte vom Oberarm und Unterarm, sie ändert sich daher auch, wenn die Gewichtsverteilung eine andere wird. Trägt man z. B. ein Gewicht von 25 kg in der Hand, so wird der Gesamtschwerpunkt von Arm und Gewicht nahezu in die Mitte des Gewichtes fallen. Es werden dann, wie leicht verständlich, bei freiem Schultergelenk, also unter alleiniger Wirkung der Ellenbogenmuskulatur, nur solche Stellungen des Armes möglich sein, bei denen das Gewicht genau über oder unter der Schulter liegt. Richtpunkt und Gesamtschwerpunkt werden in diesem Falle nahe zusammengerückt sein.

Fig. 83.



Stellungen, in denen ein eingelenkiger Muskel des Ellbogens der Schwere das Gleichgewicht halten kann, I wenn es ein Beugemuskel, II wenn es ein Streckmuskel ist. Es sind je drei Stellungen angedeutet, zwischen denen unendlich viele Zwischenstellungen eingeschaltet werden können. Nach O. Fischer.

Man kann gegen diese Ausführungen zwei Bedenken geltend machen, auf die einzugehen der Mühe wert scheint. Erstens, wozu die umständliche Erörterung, die schließlich lehrt, daß der Schwerpunkt des frei drehbaren Systems über oder unter den Unterstützungspunkt fallen muß? Hierauf ist zu antworten, daß sehr häufig die Bewegung des Unterarmes im Ellenbogengelenk unter dem Einfluß eines eingelenkigen, also vom Oberarm zum Unterarm ziehenden Muskels als Beispiel der Muskelbewegung überhaupt besprochen wird, und daß dabei immer nur die Beugung des Ellenbogens bei unbewegtem Oberarm beschrieben wird, ohne daß die Fixierung des Oberarmes als besondere Bedingung vorausgesetzt worden ist. Daher dürfte die Auffassung ziemlich allgemein sein, daß ein eingelenkiger Muskel des Ellenbogengelenks auch in Wirklichkeit die Fähigkeit habe, den Unterarm gegen den Einfluß der Schwere aus der lotrecht hängenden Lage in eine nahezu lotrecht aufgerichtete Lage zu heben. Nach den obigen Ausführungen ist dies aber nicht möglich, sondern in dem Maße, in dem der Ellenbogen gebeugt wird, dreht sich der Oberarm im Schultergelenk rückwärts, so daß wenn der Arm seine höchste Beugung erreicht hat, der Unterarm nicht einmal wagerecht steht.

---

[1]) O. Fischer, Beiträge zur Muskelstatik. Erste Abhandlung. Über das Gleichgewicht zwischen Schwere und Muskeln am zweigliedrigen System. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. **23** (4), 322.

Der zweite Einwand würde lauten: wozu eine so ausführliche Betrachtung der eingelenkigen Ellenbogenmuskeln, da es doch nur verhältnismäßig wenige gibt, die obendrein wohl nie für sich allein in Tätigkeit treten? Hierauf ist zu antworten, daß die Betrachtung streng genommen und in vollem Maße zwar nur für eingelenkige Muskeln gilt, daß aber auch die zweigelenkigen Muskeln an dem Ergebnis nichts wesentliches ändern. Der Biceps z. B. hat ohne Zweifel eine gewisse Wirkung auf das Schultergelenk, sie ist aber unverhältnismäßig schwächer als das Drehungsmoment, das er auf den Ellenbogen ausübt, oder kurz gesagt, obschon eigentlich ein zweigelenkiger, wirkt er ungefähr wie ein eingelenkiger Muskel. Daher sind auch die obigen Ausführungen tatsächlich für den praktischen Gebrauch des Armes maßgebend.

3. Zweigelenkige Muskeln.

Dies führt auf die Betrachtung der Wirkungsweise der zweigelenkigen Muskeln überhaupt. Als solche bezeichnet man Muskeln, die über zwei Gelenke hinweg, beispielsweise vom Rumpf unmittelbar zum Unterarm ziehen.

Diese Art Muskeln sind vor O. Fischer fast ausschließlich in der Weise untersucht worden, daß man je eines der beiden Gelenke als festgestellt ansah, und dann die Wirkung des Muskels auf das andere allein wie die eines eingelenkigen Muskels untersuchte. Aus dieser Betrachtungsweise ergab sich eine wichtige Lehre, nämlich die von der „relativen Längeninsuffizienz“ der zweigelenkigen Muskeln[1]). Da das Verkürzungsvermögen aller Muskeln eine bestimmte Grenze hat, und die Kraft, mit der sie sich verkürzen, mit fortschreitender Verkürzung schnell abnimmt (Schwannsches Gesetz), so hängt die Leistungsfähigkeit jedes Muskels in gewissem Grade von der Länge ab, die er im Augenblick hat. Bei zweigelenkigen Muskeln wird die Länge durch die Stellung beider Gelenke bestimmt, und folglich kann es kommen, daß, wenn das eine Gelenk eine solche Stellung einnimmt, in der der Muskel schon beträchtlich verkürzt ist, das Verkürzungsvermögen oder wenigstens die Kraft mit der der Muskel sich weiter verkürzt, unzureichend sind, das zweite Gelenk in Bewegung zu setzen.

So z. B. kann die Streckung des Unterschenkels mit großer Kraft ausgeführt werden, wenn der *Rectus femoris* durch Rückwärtsneigen des Beckens gespannt wird, es tritt eine Schwächung seiner Wirkung durch relative Insuffizienz ein, wenn das Becken vorwärts geneigt ist. Diesen Fall machten sich die Chirurgen bei der Reposition der Patellarfraktur zunutze, die deshalb in sitzender Stellung des Patienten ausgeführt werden soll. Die meisten als relative Längeninsuffizienz betrachteten Fälle dürften indessen nicht ausschließlich so einfach zu erklären sein.

Es kann ferner bei den zweigelenkigen Muskeln auch eine absolute Längeninsuffizienz eintreten, die darin besteht, daß der Muskel bei gewissen Stellungen des einen Gelenkes nicht lang genug ist, die Bewegung des anderen Gelenkes in vollem Umfang zuzulassen.

Dies zeigt sich beispielsweise an den Fingerstreckern, die bei stark gebeugtem Handgelenk zu sehr gespannt sind, um auch noch eine völlige Beugung der Finger zuzulassen. Daher kann man einem widerstrebenden Gegner einen Gegenstand leicht aus der geschlossenen Hand herausnehmen, wenn man zuerst sein Handgelenk in gebeugte Stellung gebracht hat.

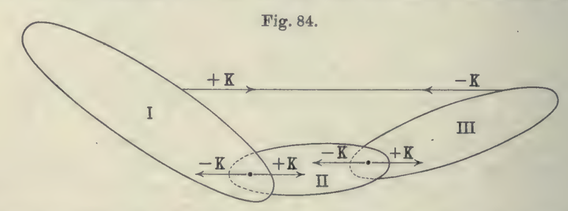
---

[1]) Th. W. Henke, Zeitschr. f. rat. Med. **33** (3), 141 und C. Hueter, Virchows Arch. **28**, 273; **46**, 37.

So wichtig diese Betrachtungen über die Längenverhältnisse der zweigelenkigen Muskeln in ihrer Abhängigkeit von der jeweiligen Stellung eines Gelenkes sind, so geben sie doch keinerlei Aufschluß über die eigentliche Wirkung dieser Muskeln, die sie eben nur dann entfalten, wenn sie auf beide Gelenke gleichzeitig wirken.

Die Wirkungsweise der zweigelenkigen Muskeln mag nun wiederum an dem besonderen Fall des Modelles von Rumpf und Arm besprochen werden, an dem ein zweigelenkiger Muskel vom Rumpf aus, über Schulter und Ellenbogengelenk zum Unterarm ziehen möge. Man kann sich dann den Muskelzug, wie schon oben angegeben, in zwei unabhängige gleiche und entgegengesetzte Kräfte zerlegt denken, von denen die eine am Ursprung, die andere am Ansatz, beide in der Richtung des Muskels und in entgegengesetztem Sinne ziehen. Der Zug am Ursprung bringt, da der Körper feststehend gedacht ist, keine in Betracht kommende Wirkung hervor. Der Zug am Ansatzpunkt strebt das untere Glied (den Unterarm) zu bewegen und bringt dadurch im Ellenbogengelenk eine ihm gleiche, parallele und entgegengesetzte

Fig. 84.



Schematische Darstellung der Wirkung eines zweigelenkigen Muskels nach O. Fischer.
Der zwischen den beweglichen Gliedern I und III ausgespannte Muskel übt an seinen Endpunkten gleiche und entgegengesetzte Zugkräfte, $+K$ und $-K$ aus, die in den Gelenkpunkten parallele gleiche und entgegengesetzte Gegenkräfte wecken. Auf jeden der drei Körper I, II, III wirkt infolge des Muskelzuges ein Kräftepaar, dessen Drehungsmoment gegeben wird durch die Größe der Kraft K, multipliziert mit dem Abstande senkrecht zwischen den Richtungen der parallelen Gegenkräfte. Dieser Abstand ist in dem dargestellten Falle am größten für den Körper I, am kleinsten für den Körper II.

Druckkraft hervor, die mit ihm ein Kräftepaar bildet, durch das das Drehungsmoment des Muskels auf den Unterarm gegeben ist. Die Druckkraft selbst aber erfordert eine entsprechende Gegenwirkung des Oberarmes, die ihrerseits in ganz derselben Weise eine Gegenkraft im Schultergelenk erzeugt und gemeinsam mit dieser ein Kräftepaar darstellt, das den Oberarm bewegt. Wenn der Oberarm der Richtung des Muskelzuges genau parallel ist, fallen die ersterwähnte Druckkraft im Ellenbogengelenk und die ihr entsprechende Gegenwirkung auf das Schultergelenk beide genau in die Richtung des Oberarmes, und das Drehungsmoment dieses zweiten Kräftepaares ist mithin gleich Null. In diesem Fall strebt also der zweigelenkige Muskel allein eine Drehung des Unterarmes im Ellenbogengelenk hervorzubringen.

Zu den Fällen, in denen zwei untereinander gelenkig verbundene Gliedermassen an einer größeren dritten Masse beweglich sind, zählen nun nicht allein diejenigen Bewegungen, die etwa der Arm, bestehend gedacht aus Oberarm und Unterarm mit Hand, in der Schulter frei beweglich, oder das Bein, bestehend gedacht aus Oberschenkel und Unterschenkel mit Fuß, in der Hüfte frei beweglich, ausführt — sondern man kann unter den gleichen Gesichtspunkten auch diejenigen Bewegungen betrachten, in denen der Gesamtkörper in zwei in sich starre, untereinander bewegliche Abschnitte zu zerlegen ist, und in einem bestimmten festen

Punkte beweglich befestigt ist. Eine solche Bewegung ist z. B. die Erhebung des Körpers auf die Zehenspitzen beim Stehen. Die beiden Fußgelenke können hierbei als ein einziges Gelenk mit transversaler Achse angesehen werden, durch das zwei in sich starre Massen, nämlich einerseits die beiden Füße bis zu den Ballen, andererseits die Beine mit Rumpf, Kopf und Armen, beweglich verbunden sind. Von diesem zweigliedrigen System, das den ganzen Körper umfaßt, bleibt während der Bewegung eine Stelle, nämlich die Berührungsstelle der Fußballen mit der Erde in Ruhe, man kann also diese Stelle als eine gelenkige Verbindung mit einem festen Punkte der Unterstützungsfläche ansehen. Auf diese Weise ergibt sich eine vollkommene Analogie zwischen dem Fall, daß der Körper, auf dem Fußballen durch Wirkung der Wadenmuskulatur auf das Fußgelenk im Gleichgewicht gehalten und gehoben wird, und dem oben besprochenen Fall, daß der Arm oberhalb der Schulter durch Wirkung eines eingelenkigen Streckmuskels auf das Ellenbogengelenk im Gleichgewicht gehalten und emporgestreckt wird.

Gleichgewicht besteht in beiden Fällen nur, solange der gemeinsame Schwerpunkt über dem Unterstützungspunkt liegt. Im Falle des Erhebens auf die Zehen ist der gemeinsame Schwerpunkt der beiden beweglichen Glieder des Systems, also der beiden Füße einerseits, des übrigen Körpers andererseits, nicht wesentlich von dem des Körpers ohne die Füße verschieden. Daher kann die oben gegebene Bedingung für Gleichgewicht einfach dadurch ausgedrückt werden, daß gesagt wird: **Der Schwerpunkt muß über den Fußballen verlegt werden.**

Es ist leicht einzusehen, daß in genau derselben Weise eine Reihe von anderen Bewegungen, wie z. B. Beugen und Strecken des Oberkörpers um die Hüftachse beim Stehen, oder Heben und Senken beider geschlossener und gestreckter Beine aus dem gestreckten Hange an beiden Armen unter den Gesichtspunkt der Bewegung eines frei hängenden Systems von zwei untereinander beweglichen Gliedern gebracht werden können.

II. Betrachtung der dynamischen Verhältnisse.

Eingelenkige Muskeln.

a) Die Wirkung der Muskelzüge an einer Kette von zwei beweglich verbundenen Gliedern (Oberarm und Unterarm) sind noch beträchtlich verwickelter, sobald man die durch die Bewegung selbst entstehenden Widerstandskräfte in Betracht zieht. Hierbei ist die Bewegung am besten in einer wagerechten Ebene darzustellen, damit die Anschauung nicht durch die Erdanziehung gestört werde, die mit den in Rede stehenden Vorgängen nichts zu tun hat. Die beiden nur durch ein Gelenk (Schultergelenk) fixierten, gegeneinander beweglichen Massen stellen im gewissen Sinne ein freies Massensystem mit durch innere Kräfte unveränderlichem Schwerpunkt vor. Als innere Kräfte dieses Systems sind offenbar solche Muskelzüge anzusehen, die vom Oberarm zum Unterarm ziehen. Diese vermögen also den Schwerpunkt des Systems nicht zu verlegen. Nun gilt aber der Satz von der Unveränderlichkeit des Schwerpunktes nur für ganz freie Systeme, und das hier behandelte ist im „Schultergelenk" fixiert. Diese Fixierung wirkt, sobald sie beansprucht wird, wie eine äußere Kraft, die eben die beanspruchende Kraft aufhebt, und diese äußere Kraft kann als solche auf den Schwerpunkt des Systems einwirken. Da aber diese Einwirkung stets vom Schultergelenk ausgeht, kann auch der Schwerpunkt des Systems nur in der Richtung auf das Schultergelenk zu und von ihm fort bewegt werden. Dieser Betrachtung entspricht dann auch der Befund bei Bewegungen des Armes durch innere Kräfte, d. h. durch Muskeln, die zwischen Oberarm

und Unterarm ausgespannt sind. Ein solcher Muskel kann unmittelbar nur Beugung oder Streckung des Ellenbogens hervorbringen. Bliebe der Oberarm in Ruhe und der Unterarm allein führte etwa die Beugung aus, so würde der Gesamtschwerpunkt des Armes an eine ganz andere Stelle, und zwar weiter nach vorn verlegt werden. Dies würde den oben angegebenen allgemeinen Grundsätzen widersprechen, und tatsächlich findet daher die Bewegung in der Weise statt, daß der Oberarm gleichzeitig mit der Bewegung des Unterarmes eine Rückwärtsdrehung in der Schulter ausführt, so daß der Gesamtschwerpunkt seine Lage im Raume annähernd beibehält. Nur annähernd, weil er allerdings bei der Beugung dem Schultergelenk beträchtlich näher rückt, aber dies Näherrücken geschieht auf gerader Linie, so daß man sagen kann, der Schwerpunkt bleibt auf demselben Radius eines um das Schultergelenk beschriebenen Kreises. Um den ganzen Vorgang handgreiflich auszudrücken, kann man sagen: die Beugebewegung des Unterarmes übt auf den Oberarm einen Rückstoß aus, der den Oberarm in bestimmtem Verhältnis zur Bewegung des Unterarmes rückwärts treibt.

Umgekehrt liegt die Sache bei der Streckbewegung.

Aus der obigen Betrachtung geht hervor, daß diese Bewegung des Oberarmes durch eingelenkige Ellenbogengelenkbeuger oder -Strecker von der Masse der Glieder selbst abhängt. Aus diesem Grunde ist auch die Kraft, mit der die Bewegung des Oberarmes stattfindet, von der Größe der bewegten Massen abhängig, und man könnte deshalb geneigt sein, da die Masse des ganzen Armes keine sehr große ist, die ganze Bewegung für unwichtig zu halten. Dagegen ist geltend zu machen, daß bei Bewegungen gegen Widerstände diese eine entsprechende Vermehrung der Masse darstellen, und wenn z. B. durch eingelenkige Ellenbogenbeuger ein mit der Hand gehaltener wagerechter Strick, der an einer starken Feder befestigt ist, angezogen wird, dreht sich der Oberarm, obschon der Annahme nach keine Muskeln vom Rumpf aus auf ihn wirken, mit einer ebenso großen Kraft rückwärts wie die ist, mit der der Unterarm seine Beugebewegung ausführt.

b) Zieht man ebenso die Widerstände, die die Massen der Glieder der Bewegung entgegensetzen, bei der Betrachtung derjenigen Muskeln in Rechnung, die vom Körper an das erste Glied (Oberarm) gehen, so ergibt sich ebenfalls eine Wirkung auf das anscheinend frei gelassene Ellenbogengelenk. Stellt man sich den Arm in gebeugter Haltung vor und denkt sich den Oberarm durch einen Schultermuskel im Sinne einer Rückwärtsdrehung bewegt, so wird er den Unterarm nach sich ziehen müssen. Dieser passiven Bewegung setzt das Beharrungsvermögen des Unterarmes einen Widerstand entgegen, der als eine im Schwerpunkt des Unterarmes angreifende, dem im Ellenbogengelenk erfolgenden Zuge entgegengesetzt gleiche Kraft betrachtet werden kann. Dadurch entsteht ein Kräftepaar, das den Unterarm dreht, und zwar je nach der Anfangsstellung entweder im Sinne der Beugung oder der Streckung. War der Arm spitzwinkelig gebeugt, so wird sich beim Zurückziehen des Oberarmes der Beugungswinkel öffnen, war der Arm stumpfwinkelig gebeugt, so wird er stärker gebeugt werden. Ebenso wie vorhin Muskeln zwischen Oberarm und Unterarm Bewegungen im Schultergelenk hervorriefen, rufen hier Muskeln der Schulter Bewegungen im Ellenbogengelenk hervor.

Auf diese Weise erklärt sich ein Paradoxon, das am Froschschenkel leicht anschaulich gemacht werden kann, daß nämlich ein Streckmuskel unter Umständen zum Beuger werden kann. Der *Quadriceps cruris* ist im allgemeinen Strecker des Unterschenkels, er ist aber zugleich Beuger des Oberschenkels. Ist das Knie nahezu gestreckt, der Oberschenkel in mittlerer Beugung, und der Quadriceps wird plötzlich innerviert, so überwiegt die beugende Wirkung auf den Oberschenkel, der sich stark bewegt und den Unterschenkel so stark mitzieht, daß eine Beugung im Knie eintritt.

Es kann wohl hier wiederum das Bedenken auftreten, ob solche geringfügige Kräfte, wie die des Beharrungsvermögens des Unterarmes, die wohl ein ganz frei gedrehtes Glied in Bewegung setzen können, im Vergleich zu der Leistung der Muskeln aber verschwindend sind, überhaupt der Erwähnung wert seien. Und ebenso kann hier wiederum gefragt werden, was es für einen Sinn hat, Bewegung des Ellenbogengelenks durch Schultermuskeln zu erörtern, während doch das Ellenbogengelenk seine eigenen starken Beuger und Strecker besitzt. Gerade hier kann dieser Einwand am kräftigsten zurückgewiesen werden, weil die Kraft der Schultermuskeln die der Armmuskeln um soviel übertrifft, daß die erwähnte passive Bewegung des Ellenbogengelenkes für die Leistungen des Körpers von allergrößter Bedeutung ist. Viele Verrichtungen beruhen auf anhaltendem starken Ziehen mit den Händen, das durch Beugung im Ellenbogen und, wie dies gezeigt worden ist, ebensowohl durch Beugung in der Schulter zustande kommt. In allen diesen Fällen wird gewöhnlich nur die Leistung der Ellenbogenbeuger gewürdigt und die Bewegung daher als eine Leistung der Armmuskeln angesehen. In allen diesen Fällen verrichten aber in Wirklichkeit die Schultermuskeln einen sehr großen, vielleicht den größten Teil der Arbeit.

Für das Verständnis für die gemeinschaftliche Wirkung dieser beiden Muskelgruppen ist es jedenfalls von Bedeutung, festzuhalten, daß ebensowohl aktive Bewegung der Schulter passive Bewegung im Ellenbogengelenk, als aktive Bewegung im Ellenbogengelenk passive Bewegung des Schultergelenks hervorbringt.

III. Bewegung eines aus drei oder mehr gelenkig verbundenen Abschnitten bestehenden Gliedes.

1. Die Einwirkung der gelenkig verbundenen Glieder aufeinander.

Die Lehre von der Mechanik gelenkig verbundener Gliederketten, die bis hierher auf die von zwei gelenkig verbundenen und in einem Endpunkt gelenkig befestigten Gliedern eingeschränkt worden ist, braucht nun bloß auf drei, vier oder mehr Glieder ausgedehnt zu werden, um sämtliche Bewegungen des Körpers zu umfassen. Steht z. B. der Körper auf dem Ballen eines Fußes, so werden die mechanischen Bedingungen des Rumpfes die des vierten Gliedes einer solchen Kette darstellen, die aus den Einzelgliedern Fuß, Unterschenkel, Oberschenkel, Rumpf besteht. Würden in derselben Stellung Bewegungen des Kopfes oder der Arme in Betracht gezogen, so würde noch ein fünftes, allenfalls ein sechstes oder siebentes Glied hinzukommen.

Die Betrachtungsweise, die alle diese Aufgaben allgemein zu lösen gestattet, ist folgende: Jedes einzelne Glied einer Kette aneinandergehängter

Massen kann als ein frei im Raum beweglicher Körper angesehen werden, auf den eine Anzahl verschiedener äußerer Kräfte einwirken. Unter diese Kräfte sind die Druckwirkungen einbegriffen, die von den benachbarten Gliedern der Kette auf das zu untersuchende Glied in dessen Gelenkpunkten ausgeübt werden. In derselben Weise wie oben für die Einwirkung der Schwere oder des Muskelzuges auf den mit dem „Unterarm“ verbundenen Oberarm das Gewicht oder das Beharrungsvermögen des Unterarmes als eine im Ellbogengelenk einwirkende Kraft in Betracht gezogen werden mußte, müssen zu den auf ein mittleres Glied in einem mehrgliedrigen System wirkenden Kräften die Massenkräfte der an den Endpunkten mit ihm verbundenen übrigen Glieder gerechnet werden. Dies gilt natürlich nicht nur für den Fall, daß es sich um ein Endglied handelt, vielmehr muß die Wirkung des Endgliedes zu der des vorletzten, und wiederum die entstehende Wirkung zu der des vorvorletzten und so fort hinzugenommen werden, bis man an das zu untersuchende Glied herankommt. Diese umständliche Betrachtung wird nun dadurch sehr abgekürzt, daß sich dabei die Massenwirkungen einfach summieren. Mithin kann man die ganzen auf ein beliebiges Glied wirkenden Druckkräfte der übrigen Glieder bis zum Ende der Kette einfach so ausdrücken, daß man sich die gesamte Masse der betreffenden Glieder im Endpunkte des zu untersuchenden Gliedes vereinigt denkt. Ebenso ist oben die Masse von Unterarm und Hand im Ellenbogengelenk konzentriert gedacht worden. Dies gilt natürlich ganz allgemein für jede beliebige Kette gelenkig verbundener Massen und bezieht sich daher ebensowohl auf die peripheriewärts gelegenen Teile der menschlichen Gliedmaßen als auch auf den Rumpf und die von da aus weiter zu zählenden anderen Gliedmaßen. Um beispielsweise die Bewegungsbedingungen für den rechten Oberschenkel als frei im Raum beweglichen Körper zu finden, muß man sich im Kniegelenksmittelpunkt die Masse von rechtem Unterschenkel und Fuß vereinigt denken, im Hüftgelenksmittelpunkt die Masse von Rumpf, Kopf, Armen und linkem Bein. Es ist dann für die mechanische Betrachtung gleichsam der ganze Körper auf den Oberschenkel reduziert, und daher bezeichnet O. Fischer[1]), der diese Anschauung eingeführt hat, das so entstehende theoretische Gebilde als das „reduzierte System“ des Oberschenkels. Diesem reduzierten System kommt natürlich wie jedem Massensystem ein einziger Schwerpunkt zu, der „Hauptpunkt“ des Oberschenkels, der sich ergibt, wenn man den gemeinsamen Schwerpunkt des Oberschenkels selbst, des auf die angegebene Art belasteten Kniegelenkes und des auf die angegebene Art belasteten Hüftgelenkes aufsucht. Alle auf den Oberschenkel in Wirklichkeit, das heißt, bei seiner natürlichen Verbindung mit dem Körper einwirkenden Kräfte wirken auf ihn so, wie sie auf das reduzierte System des Oberschenkels wirken würden. Auf das reduzierte System als auf einen einfachen starren Körper können aber alle beliebigen Kräfte nur zwei Wirkungen ausüben, nämlich entweder seinem Schwerpunkt, also dem Hauptpunkt, eine geradlinige Bewegung zu erteilen, oder aber das System um den Hauptpunkt zu drehen.

---

[1]) O. Fischer, Die Arbeit der Muskeln und die lebendige Kraft des menschlichen Körpers (Habilitationsschrift). (Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. **21**, 22).

In umgekehrter Reihenfolge dient nun diese ganze Lehre dazu, aus den bei irgendwelcher Bewegungsform, die man beobachtet hat, tatsächlich stattfindenden Lageveränderungen eines beliebigen Gliedes die Richtung und Größe der Kräfte zu bestimmen, die diese Bewegungsform hervorbringen. Sämtliche auf jedes Glied wirkenden Kräfte müssen sich zu zwei Posten summieren, deren einer gerade genügt, dem Hauptpunkte des betreffenden Gliedes diejenige geradlinige Bewegung zu erteilen, die aus der Beobachtung bekannt ist, und deren andere ein Kräftepaar darstellt, dessen Drehungsmoment gerade ausreicht, dem reduzierten System eine Drehung von der beobachteten Größe zu erteilen.

2. Untersuchung der Muskeltätigkeit bei der Bewegung.

Wenn auf diese Weise die im Körper wirkenden Kräfte erkannt worden sind, so bleibt die weitere Frage zu beantworten, wie sich die betreffende Leistung auf die einzelnen Muskeln verteilt.

Hierbei ergibt sich sogleich, daß die Muskeln nicht nach der morphologischen Einteilung der Anatomie, sondern nach physiologisch-mechanischen Gruppen zusammengefaßt werden müssen [1]).

Die einzeln benannten Muskeln stellen nur morphologische Einheiten dar, physiologisch betrachtet bilden sie eine gemeinschaftliche Masse, die für jeden besonderen Fall beliebig einzuteilen ist. Dabei ist es gleich, ob ein anatomisch bestimmter Muskel in mehrere physiologische Muskeln geteilt wird, oder ob mehrere anatomisch bestimmte Muskeln und Teile solcher Muskeln zu einem physiologischen Muskel zusammengefaßt werden. Diese physiologische Gruppierung der Muskeln ist aber immer nur für eine ganz bestimmte Bewegung, ja nur für eine bestimmte Stellung im Laufe der Bewegung gültig. Jede dauernde, allgemein gültige Einteilung der Muskeln nach ihrer Funktion ist ein Schema, das den Tatsachen Gewalt antut.

Diese Lehre hat Duchenne [2]) wiederholt mit seinem Satze ausgesprochen: „L'action musculaire isolé n'est pas dans la nature", und mit der Beobachtung bestätigt, daß die Reizung anatomisch bestimmter einzelner Muskeln ganz unnatürliche Bewegungen hervorruft.

Die neueren Versuche, bestimmte Gesichtspunkte für die physiologische Gruppierung der Muskeln zu gewinnen, sind ebenso einseitig schematisierend wie die ältere Vorstellung. Wenn beispielsweise die Verteilung der Muskeln um die einzelnen Gelenke mit der Lage der Bogengangsebenen in Beziehung gebracht wird, so müßte dieser Zusammenhang offenbar ebensowohl für die Tiere wie für den Menschen gelten. Es müßte demnach die Gruppierung der Muskeln um die Gelenke bei allen Tieren, deren Bogengangsebenen gleichartig sind, die gleiche sein, obschon Verwendung und Bewegungsumfang der Gliedmaßen bei den verschiedenen Tieren völlig verschieden sind. Aus dem Gesagten geht insbesondere auch hervor, daß die Begriffe Synergisten und Antagonisten immer nur für einzelne bestimmte Fälle gelten können [3]).

---

[1]) R. du Bois-Reymond, Spezielle Muskelphysiologie. Berlin 1903, S. 245. — [2]) G. B. Duchenne (de Boulogne), Physiologie des Mouvements. Paris 1867, p. 818. — [3]) R. du Bois-Reymond, Über das angebliche Gesetz der reziproken Innervation antagonistischer Muskeln. Arch. f. Physiol. 1902, Supplbd. S. 43.

Es ist weiter oben gezeigt worden, wie Schultermuskeln und Ellenbogenmuskeln gemeinsam tätig sind, um den Arm zu beugen. Es hängt aber von der jeweiligen Stellung des Oberarmes in der Schulter ab, welche Gruppe der Schultermuskeln die Beugung des Ellenbogens zu unterstützen vermag.

Wenn auch nicht von solchen allgemeinen Gesichtspunkten aus, kann man im einzelnen Falle doch aus der Kenntnis der Kräfte, die die Körperbewegungen hervorbringen, auf die Leistung der Muskeln oder Muskelgruppen im physiologischen Sinne im einzelnen schließen.

Dazu bedarf es aber der Kenntnis der Drehungsmomente, die jeder einzelne Muskel bei jeder bestimmten Stellung auf jedes Gelenk auszuüben vermag. Dies Drehungsmoment hängt erstens ab von der Stärke des Zuges, also der Kraft des Muskels. Die allgemeine Muskelphysiologie lehrt, daß die Kraft im allgemeinen vom Querschnitt des Muskels abhängt, weiter vom Verkürzungsgrade, und gibt die Methoden an, sie zu messen. Bei gegebener Kraft ist dann das Drehungsmoment weiter abhängig von der Entfernung der Zugrichtung vom Gelenkpunkt, oder, um es anders auszudrücken, von den Hebelverhältnissen, unter denen der Muskel arbeitet. Diese können durch unmittelbare Messungen am Präparat bestimmt werden.

Die relative Größe des Drehungsmomentes verschiedener Muskeln von gleicher Zugkraft kann am besten durch Vergleichung der Verkürzungsgrößen[1]) bestimmt werden, die sie für eine gegebene Winkelbewegung des Gelenkes erfahren.

Wenn durch diese Bestimmungen die Drehungsmomente bekannt sind, die sämtliche überhaupt in der betreffenden Stellung wirksamen Muskeln auf die bewegten Gliedmaßen ausüben können, und man außerdem, wie oben vorausgesetzt, die Größe der zur Bewegung erforderlichen Arbeit kennt, so wird man annehmen können, daß auf jeden der betreffenden Muskeln ein der Größe seines Drehungsmomentes entsprechender Teil der Gesamtarbeit entfällt. Damit ist dann die Aufgabe gelöst, für eine bestimmte Bewegung genau die Arbeitsleistung jedes einzelnen beteiligten Muskels anzugeben.

Dies gilt allerdings nur von der physikalischen Arbeit. Wenn eine bestimmte Bewegung eine bestimmte physikalische Arbeitsgröße erfordert, so weiß man sicher, daß die Muskeln mindestens diese Arbeit bei der Bewegung leisten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sie genau die gleiche Bewegung mit viel größerem physiologischen Arbeitsaufwand ausführen, wenn z. B. andere Muskeln stark entgegenwirken. Diese statische oder passive Muskeltätigkeit würde der oben dargestellten Untersuchungsweise entgehen, aber sie könnte durch Gaswechseluntersuchung nachgewiesen und dann in Rechnung gebracht werden.

Die praktische Ausführung der geschilderten Methoden ist bis jetzt erst in ihren Anfängen vorhanden, indem O. Fischer die Messungen ausgeführt hat, die nötig sind, um die Tätigkeit der einzelnen Beinmuskeln beim Gehen zu bestimmen.

---

[1]) W. Braune und O. Fischer, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. **15** (3), 247.

4. Die Lehre vom Stehen.

I. Gegenüberstellung der älteren und neueren Anschauung.

1. Alte und neue Lehre.

Die Lehre vom Stehen des menschlichen Körpers bildete nach früheren, jetzt als irrtümlich erkannten Anschauungen ein in sich abgegrenztes Kapitel der reinen physiologischen Statik. Man ging nämlich davon aus, daß das Stehen eine Ruhelage des Körpers sei, die ohne oder wenigstens mit minimaler Muskelanstrengung innegehalten werde. Es galt demnach, nur diejenige Stellung des Körpers anzugeben, in der seine sämtlichen Teile passiv in statischem Gleichgewicht aufeinander ruhten. Von diesem rein spekulativen Standpunkt ausgehend nahm man an, daß ein Teil der Gelenke bei der der aufrechten Haltung festgestellt sein müßte, und strebte dies durch spitzfindige Untersuchungen und einseitige Beobachtungen nachzuweisen.

Indem die neuere Forschung sich auf unmittelbare Untersuchung am Lebenden gründet, ist sie von vornherein gezwungen, anzuerkennen, daß das Stehen keine Ruhelage darstellt. Denn erstens läßt sich zeigen, daß der Körper beim Stehen dauernd viel größere Schwankungen macht, als mit der Vorstellung passiven Gleichgewichts vereinbar sind, zweitens bricht der Körper, sobald die Muskeltätigkeit aufgehoben ist, zusammen, und es ist unmöglich, einen Kadaver in aufrechter Haltung ins Gleichgewicht zu bringen; drittens läßt sich eine erhebliche Steigerung des Stoffwechsels als Folge der beim Stehen geleisteten Muskelarbeit nachweisen. Damit ist die Lehre vom Stehen eigentlich über das Gebiet der rein mechanischen Betrachtung hinausgewachsen, und eine erschöpfende Behandlung ist nur durchzuführen, wenn man auf die Physiologie der Muskeln, der Sinne und des Zentralnervensystems bezugnähme.

Indessen kann auch die rein mechanische Seite der Frage für sich in Angriff genommen werden, indem man die durch das Nervensystem regulierte Muskeltätigkeit als gegeben hinnimmt und allein deren mechanische Bedingungen untersucht.

2. Der Gleichgewichtszustand des Körpers beim Stehen.

Es entsteht zunächst die Frage, ob der Körper im Stehen als in Ruhe befindlich oder als bewegt anzusehen ist. Hier sind zwei Arten der Betrachtung möglich, je nachdem man die Bedingungen untersuchen will, die den Körper als Ganzes betreffen, oder den Körper als aus einzelnen gegeneinander beweglichen Abschnitten aufgebaut ansieht. Die erste grob verallgemeinernde Anschauung kann ohne weiteres davon ausgehen, den Körper als ein starres, also unbewegtes Ganzes anzusehen. Will man aber die mechanischen Bedingungen der einzelnen Abschnitte betrachten, aus denen sich der Körper aufbaut, so entstehen gewisse Schwierigkeiten, die denen analog sind, mit denen die allgemeine Muskelphysiologie bei der Aufstellung des Begriffes der Arbeit zu kämpfen hat. Die Physik kennt nur zwei Zustände eines Körpers, den der Ruhe, gleichviel ob im Gleichgewicht befindliche Kräfte auf ihn wirken

oder nicht, und den der Bewegung. Die Teile des stehenden menschlichen Körpers machen nun dauernd geringfügige Bewegungen, die durch Muskelzug verursacht sind. Im allgemeinen aber heben einander diese Bewegungen auf, so daß eine relative Ruhelage beibehalten wird, und es ist daher die Tätigkeit der Muskeln im großen und ganzen nicht anders anzusehen, als etwa die Wirkung gespannter Federn, deren Zugkräfte einander gegenseitig das Gleichgewicht halten. Für die rein mechanische Betrachtung des Stehens soll diese Auffassung im folgenden angenommen werden.

Für die allgemein physiologische Betrachtung ist aber wohl zu merken, daß zwischen der Wirkungsweise der Muskeln und der gespannter Federn wesentliche Unterschiede bestehen. Zwei Federn, die einander das Gleichgewicht halten, können noch so stark gespannt sein, sie leisten absolut keine Arbeit in physikalischem Sinne. Zwei Muskeln, die gegeneinander gespannt sind, leisten erstens immer Arbeit in physikalischem Sinne, weil sie in keinem Augenblicke wirklich genau im Gleichgewicht sind und folglich dem Körperteil, an dem sie befestigt sind, immerfort unmerkliche Bewegungen erteilen, zweitens aber leisten gespannte Muskeln, auch abgesehen von wirklicher merklicher oder unmerklicher Bewegung, dauernd Arbeit im physiologischen Sinne, wie sich aus dem gesteigerten Stoffwechsel ergibt. Diese Art der physiologischen Arbeit nennt man „statische Arbeit der Muskeln".

Wenn man die Muskeln des stehenden Körpers wie gespannte Federn ansieht, so ergibt sich für die einzelnen Abschnitte des Körpers unter dem Einfluß der Schwere und des Muskelzuges stabiles Gleichgewicht. Stellt man das Maß des Muskelzuges fest, so ergibt dies ein Maß für die von den Muskeln beim Stehen zu leistende physiologische oder statische Arbeit.

II. Die Statik des stehenden Körpers als einer einheitlichen Masse.

Unterstützungsfläche und Schwerpunkt.

Es soll nun zuerst der Teil der Lehre vom Stehen besprochen werden, der den Körper als Ganzes betrifft. Der ganze aufrecht oder in beliebiger anderer Stellung stehende Körper kann nach den eben gegebenen Gesichtspunkten als durch die Muskeln vollkommen starr festgestellt angesehen werden. Dann unterscheiden sich die mechanischen Bedingungen des Stehens des lebenden Menschen von denen des Stehens einer entsprechenden Figur etwa aus Holz oder Marmor nur dadurch, daß die Massenverteilung im lebenden Körper nicht gleichmäßig ist, das heißt, daß beispielsweise die Knochen schwerer sind als das Fett- oder das Lungengewebe, und daß dadurch die Lage des Schwerpunktes des lebenden Körpers eine andere ist, als sie für die aus gleichförmigem Stoff geformte Figur sein würde. Die Lage des Schwerpunktes kann daher nicht auf rein geometrischem Wege gefunden werden, sondern muß für den betreffenden oder einen möglichst gleichen Körper selbst besonders bestimmt werden. Dies kann auch auf die oben besprochene Weise geschehen. Siehe S. 565. Wenn dadurch die Lage des Schwerpunktes im starr gedachten Körper bekannt ist, so gelten für das Stehen des menschlichen oder tierischen Körpers genau dieselben Anschauungen wie für das Stehen eines beliebigen anderen Körpers mit bekannter Schwerpunktslage.

Ein solcher Körper beharrt in seiner aufrechten stehenden Lage, solange das Lot durch den Schwerpunkt, die Schwerlinie innerhalb der Unterstützungs-

fläche fällt, das heißt derjenigen Fläche, die entsteht, wenn man die äußersten durch die Unterlage unterstützten Punkte gradlinig untereinander verbindet.

Ein solcher Körper steht ferner um so fester, je weiter nach innen von der Grenze der Unterstützungsfläche die Schwerlinie fällt. Denn wenn die Schwerlinie ganz außen, also gerade auf der Grenze der Unterstützungsfläche liegt, so liegt der Schwerpunkt ebenfalls genau über dieser Grenzlinie, und folglich wird der leiseste Anstoß von der einen Seite her, der eben genügt, dem Schwerpunkt eine minimale Beschleunigung über die Grenzlinie hinaus zu erteilen, eine Lage hervorrufen, in der der Schwerpunkt nicht mehr unterstützt ist und der Körper umkippen muß.

Es ist leicht einzusehen, daß bei gegebener Unterstützungsfläche diejenige Lage des Schwerpunktes, die für Stöße in der einen Richtung die unsicherste Stellung ergibt, gleichzeitig für Stöße in der entgegensetzten Richtung die sicherste Stellung gewährt.

Bei gegebener Unterstützungsfläche und gegebener Lage der Schwerlinie hängt die Sicherheit des Stehens ferner ab von der Höhe, in der der Schwerpunkt über der Unterstützungsfläche liegt. Diese Bedingung kann man mit den vorigen zusammenfassen, indem man sagt: Der Körper steht um so sicherer, je größere Winkel die Verbindungslinien vom Schwerpunkt zu den Grenzen der Unterstützungsfläche mit der Senkrechten einschließen. Dieser Satz läßt sich dann auch auf solche Fälle anwenden, in denen die Unterstützungspunkte in verschiedener Höhe liegen. Zugleich deutet diese Fassung auf den ursächlichen Zusammenhang der Festigkeit des Stehens und der gegenseitigen Lage von Schwerpunkt und Unterstützungsfläche hin. Der Widerstand gegen das Umkippen beruht darauf, daß, absolute Starrheit des Körpers und der Unterlage vorausgesetzt, der Schwerpunkt dabei einen Kreisbogen um die Grenze der Unterstützungsfläche ausführen muß. Diese Kreisbewegung bedingt zuerst eine Hebung des Schwerpunktes, die um so größer ausfällt, je größer der angegebene Winkel ist. Der Widerstand gegen diese Hebung, mithin die Festigkeit des Stehens, ist endlich also auch um so größer, je schwerer der betreffende Körper ist.

Diese ganze Lehre gilt vom Stehen starrer Körper. Um sie auf den Körper des Menschen übertragen zu können, müssen vornehmlich zwei Punkte in Betracht gezogen werden: Der menschliche Körper ist als starr angesehen worden, weil er durch die Muskeln tatsächlich annähernd starr gemacht werden kann. In Wirklichkeit wird aber dieser Fall kaum eintreten, und das Umfallen eines stehenden Menschen infolge eines seitlichen Stoßes wird fast nie als reines Umkippen, sondern meist als eine Veränderung der Haltung, also der Form des Körpers aufzufassen sein, die eine Verschiebung des Schwerpunktes bedingt. Die Betrachtung des menschlichen Körpers als einer starren Masse gilt nur theoretisch für die Beurteilung der Festigkeit des Stehens gegenüber Kräften, die keine wesentliche Lageänderung hervorbringen. Von größerer Bedeutung ist der zweite Punkt: Bei einem absolut starren Körper ist die Unterstützungsfläche genau bestimmbar, unter den wirklichen Verhältnissen beim lebenden Menschen nicht[1]). Beispielsweise beim aufrechten

---

[1]) R. du Bois-Reymond, Über die Grenzen der Unterstützungsfläche beim Stehen. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin 8, 53, 1899/1900.

Stehen mit geschlossenen Füßen ist die Unterstützungsfläche durch die gemeinsame Fläche beider Sohlen gegeben. Die Ränder der Sohlen sind aber rund und nachgiebig und es entsteht also die Frage, welcher Teil der von den Sohlen bedeckten Fläche wirklich zur Unterstützung des Körpers in Betracht kommt. Diese Frage läßt sich experimentell entscheiden, indem man eine Versuchsperson sich soweit nach verschiedenen Richtungen neigen läßt, bis sie eben ins Kippen kommt, und feststellt, wie nahe an die Grenze der Sohlenfläche die Schwerlinie herangerückt ist.

Man kann diese Untersuchung sehr einfach ausführen, indem man die Versuchsperson auf ein Brett von bekannter Länge stellt, dessen eines Ende durch eine scharfe Kante und dessen anderes Ende durch eine Federwage unterstützt ist. Das Gewicht der Versuchsperson muß bekannt sein. Die Lage der Schwerlinie ist dann leicht zu berechnen, da die Wage im Verhältnis des Abstandes der Wage von der unterstützenden Kante zu dem Abstande der Schwerlinie von der unterstützenden Kante belastet ist. Es messe das Brett zwischen Kante und Wage 1 m, die Versuchsperson wiege 70 kg, die Wage zeige 7 kg, so muß die Schwerlinie 10 cm von der Kante entfernt sein. Seien dies die Verhältnisse bei geradem Stehen, und die Versuchsperson neige sich vornüber, so wird, wenn der Schwerpunkt 1 cm nach vorn rückt, die Wage um 700 g mehr anzeigen.

Auf diese Weise läßt sich erkennen, daß ein Umkippen des Körpers schon eintritt, wenn die Schwerlinie noch etwa 1,5 cm innerhalb der Grenzen der Sohlen liegt. Die Festigkeit des Stehens kann namentlich gegenüber einer Beanspruchung in einer bestimmten Richtung dadurch sehr vermehrt werden, daß die Füße in der betreffenden Richtung weit auseinander gestellt werden.

In dieser Beziehung ist zu bemerken, daß beim Stehen mit geschlossenen Füßen oder auch mit geschlossenen Fersen und auswärts gestellten Fußspitzen die Ausdehnung der Unterstützungsfläche in sagittaler Richtung die in transversaler überwiegt, so daß der Körper verhältnismäßig unsicher steht. Diese Haltung ist daher unbequem, und es wird sie kaum jemand von Natur annehmen, sie dürfte also eigentlich nicht als Grundstellung, normale Stellung oder natürliche Stellung bezeichnet werden. Man hat dies auch offenbar bloß deswegen getan, weil diese Stellung am einfachsten beiden Füßen eine bestimmte Lage anweist. Daß die breitbeinige Stellung naturgemäßer ist, dürfte daraus hervorgehen, daß sie auch für die militärische Grundstellung erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit durch die Stellung mit geschlossenen Fersen verdrängt worden ist.

Daß die Form der Unterstützungsfläche nicht bloß gegenüber groben äußeren Gewalten, sondern auch für die kleinen Gleichgewichtsstörungen beim gewöhnlichen Stehen von Bedeutung ist, zeigen die Versuche Leiterstorfers, der die Form der Vierordtschen Schwankungsfiguren, die er an Soldaten als „Helmspitzenzeichnungen" aufnahm, von der Stellung der Füße abhängig fand [1]).

Außer durch die Veränderung der Unterstützungsfläche kann die Sicherheit des Stehens auch auf die Weise erhöht werden, daß durch geeignete Haltung des Körpers der Schwerpunkt niedrig gelegt wird.

---

[1]) Leiterstorfer, Das militärische Training usw. Mit 49 Helmspitzenzeichnungen (Kephalogrammen) in der Beilage. Stuttgart 1897.

III. Die Statik des stehenden Körpers als eines in sich beweglichen Gerüstes.

1. Überblick.

Nach der für die obigen Betrachtungen angenommenen Auffassung befindet sich der ganze Körper beim Stehen als starre Masse im stabilen Gleichgewicht. Ganz anders muß sich die Anschauung stellen, sobald man die tatsächlich vorhandene Beweglichkeit sämtlicher einzelner Körperteile gegeneinander in Betracht zieht. Man könnte dabei an ein labiles Gleichgewicht denken, in dem die einzelnen Abschnitte aufeinander aufgebaut wären, doch sind, wie schon oben bemerkt, die physikalischen Begriffe hier überhaupt unzureichend, da das Stehen nur durch fortdauernd korrigierte Muskeltätigkeit unterhalten wird. Es gilt nun, für die einzelnen Abschnitte des Körpers die mechanischen Bedingungen zu untersuchen, um Art und Größe der Muskeltätigkeit kennen zu lernen.

Man hat früher, solange man an einer stabilen, von der Muskeltätigkeit unabhängigen Aufstellung des Körpergerüstes festhielt, diese Aufstellung von unten an beschrieben [1]), wie man etwa den Bau eines gezimmerten Turmes beschreiben würde. Um die Bedingungen des Stehens unabhängig von einer vorgefaßten Meinung zu untersuchen, muß man aber mit dem obersten Abschnitt anfangen, da die Bedingungen für die unteren Abschnitte von denen der oberen abhängig sein können.

Das einzig zuverlässige Beobachtungsmaterial für die Untersuchung des Stehens ist durch die Arbeiten von Braune und Fischer [2]) über die Lage des Schwerpunktes gegeben. Hier sind die Teilschwerpunkte der einzelnen Körperabschnitte genau bestimmt und ihre Lage bei verschiedenen Arten des Stehens durch photogrammetrische Aufnahmen festgestellt worden. Diese Aufnahmen sind zwar nur an einem einzelnen Individuum gemacht worden, doch ist es leicht, nachdem die Beobachtungen einmal gemacht sind, sich von ihrer allgemeinen Gültigkeit zu überzeugen.

2. Die Stellung des Kopfes.

Beginnt man mit dem obersten Abschnitte des Körpers, dem Kopfe, so tritt allerdings zunächst eine nicht ganz aufgeklärte Frage hervor. Die Gebrüder Weber [3]) hatten angenommen, daß der Kopf auf den Condylen des Atlas in labilem Gleichgewicht ruhe. Braune und Fischer verzichten mit Recht darauf, eine bestimmte Haltung des Kopfes als normale oder gerade Haltung anzunehmen, da gerade in diesem Punkte sicherlich sehr wesentliche individuelle Unterschiede bestehen. Der Schwerpunkt des Kopfes liegt nach Braune und Fischer [4]) 7 mm hinter der Lehne des Türkensattels, was auf der Seitenansicht etwa $^1/_2$ cm über dem Eingange des äußeren Gehörganges entsprechen würde. Dieser Punkt soll bei der „bequemen Haltung" des Lebenden 5 mm vor dem Atlantooccipitalgelenke liegen. Da aber die Kopfhaltung von der Stellung der Halswirbelsäule ebenso sehr wie von der des

---

[1]) H. v. Meyer, Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873. — [2]) W. Braune und O. Fischer, Über den Schwerpunkt usw., Abh. d. math.-physik. Kl. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. XV, VII. — [3]) W. und E. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, Göttingen 1836. I, § 43. — [4]) W. Braune u. O. Fischer, Über den Schwerpunkt usw. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. XV, VII, S. 635.

genannten Gelenkes abhängt, und die beweglichsten Stellen der Halswirbelsäule weiter vorn liegen, so kann man aus diesem Befunde nicht mit Sicherheit schließen, daß der Kopf Übergewicht nach vorn hat. Es ist aber doch sehr wahrscheinlich, daß, wenn nicht labiles Gleichgewicht besteht, das Übergewicht auf der vorderen Seite liegt, so daß der Kopf durch den Zug der Nackenmuskeln im Gleichgewicht gehalten wird.

Auf alle Fälle wird die Last des Kopfes vom Rumpfe getragen und addiert sich zu ihr in der Weise, daß für jede Haltung des Kopfes die Lage des gemeinsamen Schwerpunktes von Rumpf und Kopf eine verschiedene sein wird. Da aber die Masse des Rumpfes, zu dem noch die der beiden Arme hinzukommt, die des Kopfes bedeutend übersteigt, sind diese Unterschiede verhältnismäßig unbedeutend, und es kann die Lage des gemeinsamen Schwerpunktes des ganzen Oberkörpers als nahezu unabhängig von der Haltung des Kopfes mit großer Genauigkeit bestimmt werden.

3. Der Aufbau des Rumpfes.

Es fragt sich nun zweitens, wie der Oberkörper beim Stehen im Gleichgewicht gehalten wird. Der Rumpf ist, wie man aus der Beobachtung an Leichen sehen kann, durch die elastische Festigkeit der Wirbelsäule an sich annähernd starr. Beim Lebenden kann die Wirbelsäule durch Muskelzug in sehr verschiedenen Stellungen fixiert werden, doch ist offenbar zur Steifung des Rumpfes an sich nur eine geringe Anspannung der Rücken- und Bauchmuskeln erforderlich. Daß letztere einen merklichen Einfluß auf die Aufrechterhaltung der Wirbelsäule ausüben, hat Parow[1]) durch Versuche an exenterierten Kadavern nachgewiesen. Der Rumpf kann also unter Voraussetzung dieser geringen Muskelspannung als ein in sich starrer Gerüstteil angesehen werden. Dieser Gerüstteil ist durch die Oberschenkel in den Hüftgelenken unterstützt, und folglich um die gemeinsame Querachse beider Hüftgelenke frei beweglich. Es fragt sich, durch welche mechanischen Bedingungen der Rumpf über dieser Achse in der aufrechten Stellung festgehalten wird. Zur Entscheidung dieser Frage genügt es nicht, den Rumpf für sich allein zu betrachten. Denn auf dem Rumpfe ruht der Kopf, und außerdem sind die Arme an ihm aufgehängt.

Das Gewicht der beiden Arme wird offenbar so wirken, als sei es im Aufhängungspunkte, also in den Schultergelenkmittelpunkten, konzentriert. Es tritt hier der Unterschied deutlich hervor zwischen der Betrachtung des Körpers als starre Masse, wo die Arme unbeweglich sind, und der Untersuchung des Gleichgewichtes der einzelnen beweglich gedachten Abschnitte. Man kann dies sehr deutlich zur Anschauung bringen, indem man sich den Körper mit zwei Hanteln von je 50 kg Gewicht an den Händen belastet denkt. Der Schwerpunkt des Systems, Oberkörper nebst Belastung, würde dann, wenn das System starr gedacht wird, unter die Hüftgelenkachse fallen, und der Oberkörper müßte sich in stabilem Gleichgewichte befinden, genau wie die Nürnberger Holzpüppchen, die um eine quere Achse in der Hüftgegend beweglich aufgestellt und an den Armen mit Bleigewichten versehen sind, so daß sie, einmal angestoßen, um ihre stabile Gleichgewichtslage pendeln und so fortwährend Rumpfbeugungen auszuführen scheinen. In Wirklichkeit würde aber der so belastete Oberkörper viel labiler sein als der unbelastete,

---

[1]) W. Parow, Studien über die physikalischen Bedingungen der aufrechten Stellung usw. Virchows Arch. **31**, 74 u. 109, 1864.

weil die schwere Belastung, vermittelst der in Wirklichkeit beweglichen Arme an den Schultern hängend, einer am oberen Ende des Rumpfes angebrachten Belastung gleichkommt.

Für die Beurteilung des Gleichgewichtes in bezug auf die Hüftachse macht es allerdings zunächst nichts aus, ob ein Teil der Last höher oder niedriger liegt, denn die Schwere sämtlicher einzelnen Teile wirkt senkrecht nach unten, und der Gegendruck der unterstützenden Gelenke wirkt senkrecht nach oben. Die Summe dieser Wirkungen ist ein Kräftepaar, das den Oberkörper zu drehen, d. h. umzukippen strebt. Die Größe der Kräfte ist gleich der Schwere der betreffenden Körperteile, für die Stärke des Drehungsmomentes kommt also nur noch der Abstand der Kräfte, da sie senkrecht gerichtet sind, ihr horizontaler Abstand, in Rechnung. Da die Arme natürlich senkrecht unter ihrem Unterstützungspunkte hängen, ist der horizontale Abstand ihrer Schwerlinie von der Hüftgelenkachse derselbe, gleichviel, ob man ihren Schwerpunkt an seiner eigentlichen Stelle annimmt, oder ihr Gewicht im Aufhängungspunkte angebracht denkt.

Für die Beurteilung der Muskelarbeit zur Wiederherstellung des Gleichgewichts im Falle stattgefundener Abweichungen ist es aber notwendig, die zweite Anschauung anzunehmen.

Aus Braune und Fischer sind nun folgende Zahlen zu entnehmen:

	g
Gewicht des Kopfes . . .	4 140
„ Rumpfes . .	25 060
„ Oberarmes	1 980
„ Unterarmes	1 340
„ der Hand	490

— = nach hinten gerechnet:

		cm
Horizontalabstand der Schwerlinie von der Hüftgelenkachse	des Kopfes	— 1,0
	des Rumpfes	— 0,6
Horizontalabstand des Schultergelenkes von der Frontalebene der Hüftgelenke		— 1,0
Höhe über der Hüftgelenkachse	Kopfschwerpunkt	67,5
	Schultergelenk	46,0
	Schwerpunkt des Rumpfes . . .	24,8

Der gemeinsame Schwerpunkt des Kopfes und der in den Schultergelenken vereinigten Masse beider Arme liegt also in — 1,0 cm Abstand von der Frontalebene der Hüftgelenke, in einer Höhe, die die Differenz der Höhen 67,5 cm und 46 cm im umgekehrten Verhältnis der Gewichte 4140 g und 2 . (1980 + 1340 + 490) g teilt. Dies Verhältnis 4140 : 7620 ist annähernd 1 : 2, die Differenz der Höhen = 21,5, also fällt der gemeinsame Schwerpunkt etwa 15 cm unter den des Kopfes, nämlich in 52,5 cm Höhe über dem Hüftgelenk. Der Schwerpunkt des ganzen Oberkörpers liegt auf der Verbindungslinie dieses Punktes und des Rumpfschwerpunktes, und teilt sie nach dem umgekehrten Verhältnis der Massen 25,060 kg und 11,800 kg. Dies Verhältnis ist nahezu 2 : 1; die Differenz der Höhen ist 52,5 — 24,8 = 27,7 cm.

Der Schwerpunkt des Oberkörpers ist also in 18 cm Höhe über der Hüftgelenkachse und in — 0,86 cm Abstand von der Frontalebene der Hüftgelenke anzunehmen. Dieser Abstand ist, wie das Minuszeichen andeutet, nach dorsalwärts von der Hüftgelenkebene zu zählen. Die Last des gesamten Oberkörpers, 36,860 kg, strebt also, wie an einem Hebelarm von fast 9 mm Länge angebracht, den Oberkörper um die Hüftgelenkachse nach hinten überkippen

zu machen. Um das Hintenüberfallen des Oberkörpers zu verhindern, muß eine Zugkraft vor dem Hüftgelenke vorhanden sein, die genau die entgegengesetzte Wirkung ausübt und das Drehungsmoment der Schwere aufhebt.

4. Das Gleichgewicht der Kräfte am Oberschenkel.

Hieraus geht für die Betrachtung des nächstunteren Gerüstteiles, der beiden Oberschenkel, die zusammen als eine gemeinsame Stütze aufgefaßt werden können, hervor, daß von ihnen aus ein Muskelzug stattfinden muß, der den Rumpf am Hintenüberfallen hindert, der also den Oberschenkel nach vorn oben zu ziehen strebt. Dieser Zug ruft einen entsprechenden Gegendruck des Rumpfes im Hüftgelenk hervor, mit dem zusammen er das oben verlangte Kräftepaar bildet. Unter dem Einflusse dieses Kräftepaares würden die Oberschenkel in den Knien nach hinten einknicken. Mit anderen Worten, die nach hinten überhängende Last des Oberkörpers würde den Oberschenkel mit sich hintenüberreißen, wenn dem nicht andere Kräfte entgegen stünden. Nach Braune und Fischer liegt nämlich das Kniegelenk 1 cm hinter dem Hüftgelenk, d. h. der Oberschenkel steht schräg, er hängt nach vorn über. Da nun im Hüftgelenk das Gewicht des Oberkörpers als senkrechter Druck von oben nach unten einwirkt, im Kniegelenk aber ein gleicher entgegengesetzter Druck von unten nach oben stattfindet, so ist hier ein Kräftepaar gegeben, das den Oberschenkel mit seinem oberen Ende nach vorn unten, mit seinem unteren nach hinten oben zu drücken strebt, also das Kniegelenk zu überstrecken sucht, und somit dem zuerst erwähnten Kräftepaar entgegenwirkt. In gleichem Sinne wirkt auch, wie sogleich einleuchtet, die Schwere des Oberschenkels selbst, da er ja vornüber geneigt steht. Es ist auch an der Hand der gegebenen Zahlen leicht nachzuweisen, daß das letzterwähnte Kräftepaar das erste überwiegt, daß also der Oberschenkel auf dem Knie nach vornüber zu kippen strebt, und zwar gleichviel, ob das Knie gestreckt oder gebeugt ist, vorausgesetzt nur, daß der Schwerpunkt von Oberkörper nebst Oberschenkeln vor die Frontalebene des Kniegelenks falle.

Es ist nicht ganz leicht, sich diese Abhängigkeit des Oberschenkels von der Lage des Oberkörperschwerpunktes richtig vorzustellen. Bei oberflächlicher Betrachtung drängt sich stets die Anschauung auf, als müßte das Bein, sobald das Knie gebeugt ist, im Knie einknicken. Gewöhnt man sich aber, den Oberschenkel mit dem auf ihm im Hüftgelenk festgestellten Rumpf als ein Stück zu betrachten, so wird sogleich anschaulich, daß, sobald die Schwerlinie dieses Stückes vor den Kniegelenken vorbeigeht, das Stück die Neigung haben wird, vornüber zu kippen, also das Knie nicht einzuknicken, sondern vielmehr zu überstrecken.

Durch die schräge Stellung des Oberschenkels ist es nun möglich, daß selbst bei einem gewissen geringen Beugungsgrade des Knies die Schwerlinie von Oberkörper nebst Oberschenkeln noch vor dem Kniegelenke vorbeigeht. Das läßt sich einfach dadurch beweisen, daß man bei einer in bequemer Haltung stehenden Versuchsperson die Kniescheibe betastet, und fühlt, daß sie lose ist. Dies ist ein Beweis, daß das Knie nicht durch Muskelkraft gestreckt gehalten wird, sondern daß die Gewichtsverteilung an sich ausreicht, ein Einknicken zu verhüten. Man kann nun die Versuchsperson die Knie beugen lassen, und zwar um ein ganz merkliches Stück, ehe sie so weit vorrücken, daß Oberkörper nebst Oberschenkeln nach hinten zu kippen beginnen. In

diesem Augenblicke ist die Versuchsperson gezwungen, wenn sie nicht fallen will, die *Extensores cruris* zusammenzuziehen, und sogleich fühlt man die starre Fixierung der Kniescheibe auf ihrer Fossa.

Die eben gegebene Darstellung von der Rolle des Kniegelenkes beim Stehen stimmt in gewisser Beziehung mit den älteren Auffassungen überein, steht aber in anderer Hinsicht dazu im schroffsten Gegensatz. Die älteren Autoren waren bemüht nachzuweisen, daß das Bein beim Stehen als starre Stütze diene, daß also das Kniegelenk nicht durch Muskeltätigkeit gestreckt gehalten zu werden brauche. Hiervon ausgehend nahmen sie an, daß das Bein beim Stehen stets im Zustande der „Überstreckung“ sei, d. h. daß das Knie, genau gesprochen, die Verbindungslinien des Kniegelenkes mit den Mittelpunkten des Fußgelenkes und des Hüftgelenkes, einen nach vorn offenen Winkel bilde. In dieser Stellung würde natürlich selbst bei senkrecht stehendem Beine die Belastung der Hüftgelenke durch den Oberkörper stets nur im Sinne weiterer Überstreckung, also der Einknickung nach vorn, wirken. Diesem würden die Bänder des Knies widerstehen, und das Bein würde so eine starre Stütze bilden. Diese Auffassung ist, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, insofern richtig, als tatsächlich das Bein auf Überstreckung beansprucht wird. Sie ist aber falsch, insofern als Bedingung hierfür die beginnende Überstreckung gefordert wird. Denn abgesehen davon, daß eine eigentliche Überstreckung im Kniegelenk zu den Abnormitäten gezählt werden muß, da die meisten Menschen über die einfache Streckung nicht hinauskommen, läßt sich nachweisen, daß beim gewöhnlichen Stehen keine Überstreckung stattfindet. Braune und Fischer geben an, daß beim bequemen Stehen das Kniegelenk 1 cm hinter dem Hüftgelenk, das Fußgelenk 5 cm hinter dem Hüftgelenk gelegen ist. Da die Längen von Ober- und Unterschenkel nahezu gleich sind, berechnet sich daraus, daß das Kniegelenk 2 cm vor der geraden Linie zwischen Fußgelenk und Hüftgelenk gelegen ist. Daß auch bei anderen Individuen das Knie keineswegs einen nach vorn offenen Winkel bildet, ergibt sich daraus, daß keinerlei Hebung, kein „Überschnappen“ beim Beugen der Knie eintritt, was doch der Fall sein müßte, wenn sie überstreckt gewesen wären. Man kann das wirkliche Verhalten dadurch bezeichnen, daß man es eine „relative Überstreckung“ nennt. Das Knie ist soweit gestreckt, daß der Oberschenkel mit dem daraufstehenden Oberkörper so weit nach vorn gerückt ist, daß er weiter nach vorn zu fallen strebt. Dabei braucht, wie eben nachgewiesen, der Winkel, den Ober- und Unterschenkel bilden, 180^0 noch nicht erreicht zu haben.

Hiermit ist die Erörterung der mechanischen Bedingungen, denen der Oberschenkel beim Aufbau des stehenden Körpers genügen muß, noch nicht abgeschlossen. Es ist gezeigt worden, daß die Einwirkung der Schwere eine Drehung des oberen Endes nach vorn, also ein Umkippen nach vorn hervorzurufen strebt. Es müssen nun die Kräfte angegeben werden, die dieser Einwirkung widerstreben und so das Gleichgewicht in der natürlichen Haltung erzeugen. Unter diesen Kräften wird die Bänderspannung im Knie zu nennen sein, die mit der Streckung eintritt. Im allgemeinen pflegt aber noch vor der Beanspruchung der Hemmungsbänder eine Muskelhemmung einzutreten, und diese wird durch die Anspannung des Gastrocnemius und der übrigen Kniebeuger gegeben. Sie ziehen den Oberschenkel gegen den Unterschenkel und bilden mit dem dadurch hervorgerufenen Gegendruck im Kniegelenk ein Kräftepaar, das den Oberschenkel nach hintenüber zu werfen strebt, also dem oben besprochenen Drehungsmoment der Schwere das Gleichgewicht halten kann.

5. Die Aufrechterhaltung des Unterschenkels.

Damit ist das Gleichgewicht des Körperabschnittes Oberkörper nebst Oberschenkeln auf den Knien gegeben, und es fragt sich jetzt, wie die Unterschenkel gegenüber dieser Belastung der Knie aufrecht gehalten werden. In

diesem Punkte haben sich die Spekulationen der älteren Untersucher, die den Unterschenkel ohne Muskeltätigkeit auf dem Fuße festgestellt finden wollten, bis zur offenbarsten Unnatur verstiegen. Passive Feststellung der Fußgelenke ist absolut ausgeschlossen. Es handelt sich bei der aufrechten Stellung der Unterschenkel genau wie bei den anderen Körperteilen um Gleichgewichte zwischen Schwerewirkung und Muskelkraft. Die Schwere des ganzen Körpers wirkt auf das Knie als senkrechter Druck, der den Unterschenkel abwärts treiben würde, wenn nicht der Gegendruck des Fußes im Fußgelenk ihn unterstützte. Daraus ergibt sich ein Kräftepaar, das den Unterschenkel nach vornüber zu werfen strebt. Ebenso wirkt, bei der etwas vornüber geneigten Stellung des Unterschenkels, seine eigene Schwere gemeinsam mit dem entsprechenden Gegendruck im Fußgelenk. Von hinten her aber greift der Soleus am Unterschenkel an und zieht ihn zurück, indem er zugleich vermöge seines Ansatzes am Fuße einen Gegendruck im Fußgelenk hervorruft und so ein Kräftepaar schafft, das ein dem erstgenannten entgegengesetztes Drehungsmoment hat.

Die Verhältnisse sind hier, wie man sieht, ziemlich einfach, und der Grund, daß man sich so lange gegen diese einfache Anschauung gesträubt hat, ist wohl darin zu suchen, daß an die Muskeltätigkeit gerade an dieser Stelle eine sehr erhebliche Anforderung gestellt wird. Das Drehungsmoment der Schwere und ihres Gegendruckes wird gemessen durch Produkte des Gewichtes von Oberkörper samt Oberschenkel in den Horizontalabstand von Kniegelenk und Fußgelenk. Das Gewicht beträgt nach Braune und Fischer rund 50 kg, der Abstand 4 cm.

Der Abstand der Richtung des Muskelzuges vom Drehpunkte des Fußgelenkes ist nicht genau bestimmbar, ist aber jedenfalls nicht wesentlich größer als 4 cm, somit müssen die Wadenmuskeln beim gewöhnlichen Stehen eine Spannung von gegen 50 kg aushalten.

6. Die Statik des Fußes.

Endlich die mechanischen Verhältnisse des Fußes stellen sich folgendermaßen dar: Am Fersenfortsatz zieht aufwärts die Achillessehne und ruft einen entsprechenden Gegendruck im Fußgelenk hervor. Dadurch würde der Fuß mit der Spitze in den Erdboden gedrückt werden, wenn nicht der Widerstand, den er an der Erde findet, sich als nach oben wirkende Kraft entgegenstemmte. Die Schwere des Fußes selbst wird natürlich ebenfalls durch die Gegenkraft des Bodenwiderstandes ausgeglichen. Endlich wirkt die Schwere des ganzen Körpers auf dem Fußgelenk, der ebenfalls eine entsprechende Gegenwirkung von seiten der Unterlage das Gleichgewicht hält.

7. Die anatomischen Bedingungen.

Diese Betrachtungen geben nur die mechanischen Bedingungen für die aufrechte Haltung an und bedürfen der weiteren Ausarbeitung in bezug auf die anatomischen Verhältnisse im einzelnen. Diese eingehendere Untersuchung ist aber nur für wenige Punkte in Angriff genommen. Welche Muskeln es sind, die bei der Feststellung des Rumpfes auf den Hüftgelenken tätig sind, welche Rolle den Muskeln des Halses, Rückens usf. zufällt, ist noch nicht ermittelt.

Die Art und Weise, in der der Fuß beim Stehen auf dem Boden ruht, ist dagegen vielfach untersucht worden. Oben ist nur im allgemeinen vom

Gegendruck des Bodens die Rede, es ist aber klar, daß einem Gebilde wie dem Fuß gegenüber von einem einheitlichen Flächendruck nicht die Rede sein kann. Im Gegensatz dazu nahm man früher an, daß das Fußgerüst eine Art Gewölbekonstruktion mit drei Hauptstützpunkten darstelle, die durch Ferse, großen und kleinen Fußballen gegeben würden. Demgegenüber haben Beely, H. Virchow und andere[1]) die einfachere und den Tatsachen besser entsprechende Ansicht verfochten, daß die Druckverteilung nicht ohne Berücksichtigung des Weichteilpolsters untersucht werden könne, und daß tatsächlich der ganze äußere Fußrand und der ganze Ballen, insbesondere sein mittlerer Teil, die wirksame Sohlenfläche bildeten.

8. Besondere Haltungstypen.

Außer der gewöhnlichen Haltung beim Stehen sind auch einige andere Haltungen genauer untersucht worden, und zwar zum Teil künstliche, zum Teil mehr oder weniger natürliche Haltungstypen.

Von ersteren sind zu erwähnen die militärische Grundstellung, die von der natürlichen hauptsächlich darin abweicht, daß der Körper noch viel weiter nach vorn überhängt. Dadurch sowie durch die vorschriftsmäßige Anspannung aller Muskeln, auch solcher, die mechanisch gar nicht beansprucht sind, wird diese Stellung zu einer sehr anstrengenden. Die militärische Feuerstellung ist von Braune und Fischer und von Leiterstorfer untersucht worden. Sie zeichnet sich dadurch aus, daß die Beine breit auseinander gespreizt sind, um eine in der Feuerrichtung möglichst ausgedehnte Unterstützungsfläche zu erhalten, und daß der Körper vornüber gebeugt ist, um dem Rückstoß beim Abfeuern des Gewehres entgegen zu wirken. Bei dieser Stellung wie bei anderen militärischen Stellungen ist zugleich der Einfluß der Belastung durch das Gewehr und die anderen Ausrüstungsstücke berücksichtigt worden.

Einseitige Belastung verschiebt den Gesamtschwerpunkt des Körpers, da die Masse der Last sich zu der des Körpers addiert. Damit der Schwerpunkt über der Mitte der Unterstützungsfläche bleibe, muß, wenn vorn, hinten oder seitlich eine Last angehängt wird, der Körper nach der anderen Seite ausbiegen. Die Belastung des Unterleibes durch den Uterus wird im Zustande der Schwangerschaft durch eine stärkere Rückwärtsbiegung des Kreuzes ausgeglichen.

Die natürliche Haltung ist, wie schon oben erwähnt, individuell einigermaßen verschieden. Die mannigfaltigen Gleichgewichtsbedingungen, die oben beschrieben worden sind, werden durch die individuellen Unterschiede des Körperbaues merklich beeinflußt. Auch bei ein und demselben Individuum bedingen anscheinend nebensächliche Änderungen an einer Stelle mitunter merkliche Veränderungen der ganzen Haltung. So hat es auf die Stellung des Rumpfes und damit auf die Beanspruchung der Beine wesentlichen Einfluß, ob die Arme frei herabhängend oder etwa auf der Brust oder dem Rücken verschränkt gehalten werden.

Auch abgesehen davon kann sich die Krümmung der Wirbelsäule bei dem gleichen Individuum ändern und dadurch verschiedene Haltungen beim Stehen

---

[1]) F. Beely, Über die Bedeutung des Fußgewölbes beim Stehen. Arch. f. Chir. 27, 2; G. Muskat, Beitrag zur Lehre vom menschlichen Stehen. Arch. f. Physiol. 1900, S. 285; H. Virchow, Entgegnung. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, 1900—1901. I, S. 1.

erzeugen. Die bekannte Angabe, daß die Körperlänge nach anhaltendem Stehen geringer gefunden wird ist durch Dickenabnahme der Zwischenwirbelscheiben zu erklären, da sie nur zum allerkleinsten Teil auf veränderter Krümmung beruht. Die dauernden Verschiedenheiten in der Haltung der Wirbelsäule bei verschiedenen Individuen, die zur Aufstellung bestimmter Typen geführt haben, bilden den Übergang zu pathologischen Formänderungen.

Es ist nun noch derjenigen Abarten des Stehens zu gedenken, die als „asymmetrische“ Stellungen unterschieden werden, weil der Körper dabei ausschließlich oder doch vorwiegend von einem Beine unterstützt wird. Diese Stellungen werden häufig als Ruhestellungen eingenommen und dürfen vielleicht mit größerem Rechte als die sogenannte „natürliche“ oder „bequeme“ symmetrische Haltung, als die eigentlich natürliche Ruhestellung im Stehen betrachtet werden. Vierordt[1]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Schwankungen beim Stehen auf einem Fuße mit lose vorgesetztem anderen Beine geringer sind als beim symmetrischen Stehen. Man empfindet unmittelbar bei dieser Stellung, daß der Arbeitsaufwand geringer ist. Dies ist zum Teil durch die genauere Einhaltung des Gleichgewichts zu erklären, die wiederum auf Eigentümlichkeiten des Muskelsinnes und Drucksinnes zurückgeführt werden kann. Zum anderen Teile aber erklärt sich die Verminderung der Arbeit rein mechanisch. Es ist oben gesagt worden, daß die größte Muskelarbeit beim Stehen den Wadenmuskeln zufällt, die das Drehungsmoment der gesamten Last des vornüber geneigten Körpers, bezogen auf die gemeinsame Achse der beiden Fußgelenke, aufwiegen müssen. Beim asymmetrischen Stehen würde, wenn keine andere Änderung einträte, diese statische Arbeit dem einen Wadenmuskel allein zufallen, und statt des Gefühls verminderter Anstrengung müßte im Gegenteil rasche Ermüdung eintreten. Es läßt sich aber zeigen, daß beim Einnehmen der asymmetrischen Ruhestellung zugleich der ganze Körper erheblich zurückgenommen wird, so daß sein Schwerpunkt nahezu über dem Fußgelenk steht und die Wade fast vollkommen entlastet wird. Bei der symmetrischen Stellung würde daraus eine große Unsicherheit hervorgehen, da der Körper bei einer geringen Schwankung nach rückwärts leicht völlig hintenüber kippen könnte. Da aber in der asymmetrischen Stellung das unbelastete Bein vorgeschoben ist, dient dessen Gewicht dem Körper gleichsam zur Verankerung, und er kann daher ohne Gefahr bis an die Grenze des Hintenüberfallens aufgerichtet werden. Für längeres Stehen kommt außerdem als Vorteil der asymmetrischen Stellung in Betracht, daß man die beiden Körperhälften abwechseln lassen kann, und auf diese Weise für die ermüdeten Muskelgruppen Ablösung vorhanden ist.

Da die Unterstützung bei der asymmetrischen Stellung einseitig ist, muß der Schwerpunkt des ganzen Körpers, um über die Unterstützungsfläche zu kommen, seitlich verschoben werden. Das Becken ruht nicht mehr auf beiden Hüftgelenken, wobei es nur um die gemeinsame Querachse kippen kann, sondern nur auf dem einen Hüftgelenk, und muß deshalb auch gegen das seitliche Umkippen um die sagittale Achse dieses Gelenkes festgestellt werden. Dadurch entsteht eine beträchtliche Beanspruchung der Muskeln, die seitliche Bewegung des Beckens gegen den Oberschenkel oder umgekehrt bewirken,

---

[1]) K. Vierordt, Grundriß der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. Tübingen 1862, S. 364.

also der Abduktoren und Adduktoren. Die Anstrengung dieser Muskeln ist allerdings merklich, sie wird aber sehr vermindert, wenn man das Becken bis an die Grenze des Umfanges der Adduktionsbewegung herabsinken läßt. Diese Schiefstellung des Beckens muß durch eine entsprechende entgegengesetzte seitliche Auswärtsbiegung der Wirbelsäule ausgeglichen werden, durch die der Oberkörper seine aufrechte Lage beibehält. Dadurch tritt die belastete Hüfte stark gegen den Rippenrand hinauf, den sie geradezu unterstützt. Von diesem Verhalten der Hüfte hat die gesamte Haltung im Französischen den Namen „Position hanchée".

5. Die Lehre vom Gehen.

I. Die Tätigkeit der Beine beim Gehen.

1. Es gibt eine typische Form des Ganges.

Die Lehre vom Gehen, als von der gewöhnlichsten Art der Fortbewegung des Menschen, bildet den wichtigsten Gegenstand der speziellen Bewegungslehre.

Obgleich jeder normale Mensch sich dieser Bewegungsweise fortwährend bedient, also selbst jederzeit die betreffenden Bewegungen ausführt, ist aus dieser subjektiven Erfahrung so gut wie gar kein Aufschluß über ihre Einzelheiten zu gewinnen, weil die koordinierte Bewegung beim Gehen ohne Zutun der Großhirnrinde, also unbewußt erfolgt. Es ist tatsächlich möglich, während des Gehens fest zu schlafen, ohne daß die automatische Tätigkeit des Körpers unterbrochen wird.

Um die Mechanik der Gangbewegung zu ergründen, muß man also objektive Beobachtung an anderen Menschen anstellen[1]). Die Schnelligkeit, mit der die Bewegungen erfolgen, bildet hierbei die erste große Schwierigkeit, die nur mit Hilfe der Momentphotographie hat überwunden werden können. Weitere Schwierigkeiten treten der mechanischen Erklärung entgegen. Man kann nicht allein aus der statischen Betrachtung des Körpers in den einzelnen Stellungen die Mechanik des Gehens ableiten, sondern man muß die durch die Bewegung selbst erzeugten dynamischen Verhältnisse berücksichtigen. Auf diese Weise ist mehr oder weniger jede Einzelheit vom Ganzen abhängig, wodurch die Anschauung ungemein erschwert wird. An sich handelt es sich um verwickelte Vorgänge, wie gleich einleuchtet, wenn man erwägt, daß die Fortbewegung auf der abwechselnden Tätigkeit der Beine beruht, auf denen zugleich der Rumpf vollkommen frei im Gleichgewicht gehalten werden muß.

Den Gebrüdern Weber ist es auch ohne Momentphotographie gelungen, die Bewegungen, aus denen sich das Gehen zusammensetzt, annähernd richtig im einzelnen zu erkennen und zu beschreiben. Bei der Erklärung der beobachteten Bewegungsform waren sie aber zum Teil auf theoretische Erwägungen angewiesen, denn um die wirkenden Kräfte aus der Bewegungsform ableiten zu können, waren ihre Beobachtungen viel zu unbestimmt, abgesehen davon, daß die Methoden noch nicht ausgebildet waren. Der theoretischen Untersuchung legten sie eine Reihe von Bedingungen zugrunde, die mit dem damaligen Stande der Erfahrung übereinstimmten, mit den neueren Beobachtungen aber im Widerspruch sind. Hauptsächlich durch

---

[1]) W. u. E. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. I. Teil, § 4. Göttingen 1836.

die genaue Analyse O. Fischers sind diese Irrtümer aufgedeckt worden, es mag aber ausdrücklich bemerkt werden, daß Fischer selbst sich in vielen wesentlichen Punkten auf die Übereinstimmung seiner Beobachtungen mit denen anderer Forscher, insbesondere Mareys beruft.

Ebenso hat Fischer[1]) sich angelegen sein lassen, eine Hauptfrage zu erledigen, ohne deren Beantwortung die ganze Lehre vom Gehen ihre Grundlage verlieren und jederzeit allerhand Einwänden offen stehen würde. Es ist dies die Frage, ob es überhaupt eine typische Art des Ganges gibt, die für verschiedene Individuen ein und dieselbe bleibt. Mit Rücksicht auf die Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse bei allen normalen Individuen, sowie auf die längst anerkannte, verhältnismäßig große Regelmäßigkeit der Gangbewegung ist diese Frage mit großer Wahrscheinlichkeit zu bejahen. Fischer weist aber durch Messungen an über 100 Soldaten und Vergleichung mit entsprechenden Bestimmungen an acht Studierenden nach, daß tatsächlich Schrittlänge, Schrittdauer und Ganggeschwindigkeit annähernd gleicher Individuen sehr geringe Verschiedenheiten zeigen. Es gilt dies selbstverständlich nur für die natürliche Gangart, die bei der erwähnten Untersuchung dadurch außer Frage gestellt wurde, daß sich der Versuch auf einen Weg von 1000 m hin und ebensoviel zurück erstreckte, der „wie auf einer Fußwanderung" gegangen werden sollte. Der auf einer so langen Strecke im Freien angeschlagene Schritt weicht natürlich von der Gangart, die etwa beim Umhergehen im Zimmer eingehalten wird, beträchtlich ab. Es ist aber gerade der „Wanderschritt", der als die natürliche Bewegungsweise des Menschen vor allem untersucht werden sollte. Es zeigt sich, daß die von Fischer für seine Aufnahmen der Gangbewegung im Laboratorium angestellte Versuchsperson es verstanden hat, den „Wanderschritt" auch auf der kurzen Versuchsstrecke anzuschlagen.

2. Die Tätigkeit der Beine.

Die typischen Bewegungen beim Gehen sollen nun, vom Gröberen zum Feineren fortschreitend, zugleich mit Rücksicht auf ihre mechanische Bedeutung beschrieben werden, indem die Verhältnisse, wie sie Fischer[2]) bei seiner Versuchsperson bestimmt hat, zugrunde gelegt werden. Die Versuchsperson war 167 cm groß und hatte eine Beinlänge von 87 cm. Der einfache Schritt maß in den drei Aufnahmen[3]) 77,9, 76,8 und 71,9 cm, die Schrittdauer betrug 0,495, 0,485 und 0,494 Sekunden, woraus sich gegen 121 Schritte in der Minute berechnen.

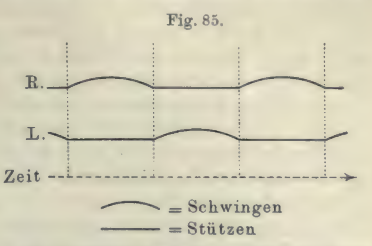
Das Gehen geschieht bekanntlich in der Weise, daß der Körper auf einem Bein unterstützt nach vorn bewegt wird, während das andere Bein sich an dem ersten vorüber nach vorn bewegt, auf dem Boden wieder Fuß faßt und nun die Rolle der Unterstützung übernimmt, während das erste Bein dieselbe Bewegung durchläuft, wie vorher das zweite. Die beiden eben unterschiedenen Hauptperioden des Stützens und Vorschwingens sind aber nicht ganz scharf

---

[1]) O. Fischer, Der Gang des Menschen. V. Teil. Die Kinematik des Beinschwingens. Abh. d. math.-physik. Kl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. **28**, 5. — [2]) Derselbe, Der Gang des Menschen. I. bis VI. Teil. Ebenda **21**, III; **25**, I; **26**, III u. VII; **28**, V u. VII. — [3]) Die dritte Aufnahme ist bei Belastung mit dem vollen militärischen Gepäck ausgeführt.

getrennt, sondern während das eine Bein den Körper stützt, steht auch das andere anfänglich noch auf dem Boden, und es schiebt oder stemmt den Körper vorwärts. Man kann daher drei Tätigkeiten jedes Beines im Laufe eines Doppelschrittes unterscheiden, erstens die des Stemmens, zweitens die des Vorschwunges, drittens die des Stützens. Hiermit soll nicht gesagt sein, daß während der drei so bezeichneten Perioden das Bein dauernd und ausschließlich die angedeuteten Funktionen ausübt. Andererseits kann man nach diesen Angaben in der Weise zwei Perioden unterscheiden, daß man die Zeiträume, während deren beide Füße den Boden berühren, von denen unterscheidet, während deren nur das eine Bein auf dem Boden ruht, das andere frei schwingt. Man gelangt dadurch zu folgender anschaulichen Darstellung der Tätigkeit der Beine beim Gehen, die für die Vergleichung von Gehen und Laufen, die Vergleichung der Gangarten verschiedener Tiere und andere Zwecke sehr nützlich ist.

Fig. 85.



Die abwechselnde Tätigkeit des rechten und linken Beines bei schnellem Gehen.

3. Die Periode des Schwingens.

Die drei soeben unterschiedenen Tätigkeiten jedes Beines folgen einander in ununterbrochener Reihe, stehen zu denen des anderen Beines in Wechselbeziehung und gehen dadurch gewissermaßen ineinander über. Es ist mithin kein bestimmter Punkt gegeben, von dem aus man mit der näheren Beschreibung der Bewegungen beginnen kann, ohne auf die vorhergegangenen Verhältnisse Rücksicht zu nehmen. Am günstigsten ist hierfür vielleicht der Augenblick, in dem der eine Fuß den Boden verläßt. Es möge der Anschaulichkeit halber der bestimmte Fall des rechten Beines gewählt werden. In dem Augenblick also, wo das rechte Bein den Halt am Boden verläßt und frei zu schwingen beginnt, steht der linke Fuß, um eine Schrittlänge vorgesetzt, schon auf dem Boden. Die Hüftgelenke und der Oberkörper befinden sich etwas über die Mitte zwischen beiden Füßen hinaus vorgeschoben, das linke Bein ist also noch merklich nach rückwärts geneigt.

Da das Bein in dieser Stellung den Körper nicht eigentlich tragen kann, ist die Bezeichnung „Periode der Unterstützung“, wie oben gesagt, eine bloß formelle. Um die Bewegung des rechten Beines darzustellen, braucht vorläufig die Frage der Unterstützung durch das linke nicht erörtert zu werden.

Das Hüftgelenk bewegt sich, indem die Gangbewegung ihren Fortlauf nimmt, in einer flach konkav aufsteigenden Kurve, die alsbald in eine konvexe übergeht, bei ungefähr senkrechter Stellung des linken Beines ein Maximum erreicht und dann wieder absinkt. Das rechte Bein ist im Augenblick, wo es den Boden verläßt, im Knie leicht gebeugt (150°) und diese Beugung nimmt zu, indem das Bein vorschwingt, bis der Oberschenkel die Senkrechte überschritten hat, dann tritt, während der Oberschenkel 25° nach

vorn schwingt, völlige Streckung im Kniegelenk ein. Das Fußgelenk macht währenddessen eine Dorsalflexion von 10° und kehrt wieder fast zur Anfangsstellung zurück. Ehe das Bein auf dem Punkte ankommt, an dem es wieder auf den Boden gesetzt wird, findet schnell noch eine leichte Beugung des Knies und des Fußes statt.

Diese ganze Bewegung des freischwingenden Beines wurde von den Gebrüdern Weber im wesentlichen für eine einfache Pendelbewegung erklärt. Sie stützten diese Annahme unter anderem auf die Tatsache, daß die Schrittdauer auffallend konstant und von der Länge des Beines abhängig ist, und auf die Übereinstimmung zwischen dem betreffenden Teile der Schrittdauer und der Schwingungsdauer eines Beines an der Leiche. Daraufhin wurde die „Pendeltheorie“ allgemein angenommen, obschon hin und wieder Einwände dagegen erhoben wurden.

So bemerkte Duchenne, daß das Vorschwingen des Beines bei Lähmung gewisser Muskeln gestört sei, und folglich keine rein passive Schwingung sein könne. Dieser Einwand ist nicht ganz stichhaltig, weil durch die Lähmung die Bedingungen der Schwingung überhaupt andere geworden sein können. Eine Entscheidung war wegen der Mannigfaltigkeit der einwirkenden Nebenbedingungen äußerst schwer zu erbringen. Das Bein stellt ein Doppelpendel dar, das als durch den Muskelzug mehr oder weniger gedämpft angesehen werden muß und das infolge der Gestalt des Kniegelenks nur nach einer Seite frei einknicken kann. Außerdem sind die Bedingungen für die Schwingung, wie Fischer hervorhebt, dadurch verändert, daß sich der Aufhängungspunkt während der Schwingung in Bewegung befindet. Was unter solchen Bedingungen die Form der reinen Pendelschwingung sein müßte, war weder theoretisch noch experimentell leicht zu bestimmen.

Es ist Fischer vorbehalten geblieben, durch Bestimmung sämtlicher auf die einzelnen Teile der unteren Extremität während der Schwingung einwirkender Kräfte zu ermitteln, daß den Muskeln größerer Einfluß zukommt als der Schwere. Auf die beteiligten Muskeln kann aus ihrer berechneten Wirkung mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden. Im ersten Teile der Schwingung wirken die vorderen Muskeln, *Psoas, Rectus femoris, Tibialis anticus.* Dann erschlaffen sie allmählich und es tritt eine Periode ein, während der nur der Fuß durch den *Tibialis anticus* leicht angezogen wird, das übrige Bein aber ohne wesentliche Muskeltätigkeit schwingt. Alsbald beginnt aber wieder Anspannung, diesmal der hinteren Muskeln des Oberschenkels. Im letzten Augenblick muß eine starke Kontraktion des *Tibialis anticus* eintreten, denn wie angegeben, findet eine plötzliche Dorsalflexion des Fußes statt. Diese dient wahrscheinlich, ebenso wie die erwähnte Bewegung des Knies, dazu, den Stoß beim Aufsetzen des Beines zu mildern.

4. Die Periode des Stützens.

Von dem Augenblicke, wenn das Bein den Boden berührt, beginnt die sogenannte Periode des Stützens, obschon, wie gesagt, das Bein zunächst durchaus noch nicht in einer Stellung ist, in der es den Körper wirklich tragen kann. Das ganze, im Knie nahezu gestreckte Bein bildet nämlich in diesem Augenblicke einen Winkel von etwa 25° mit der Senkrechten.

In diesem Punkte entfernte sich die Lehre der Gebrüder Weber wohl am weitesten von der Wahrheit, denn sie glaubten annehmen zu müssen, daß das Bein nach dem Vorschwingen in senkrechter Stellung auf dem Boden zu stehen komme.

Der Fuß wird mit dem Hacken zuerst aufgesetzt, nicht wie es der Parademarsch und die Tanzmeister vorschreiben, mit dem Ballen, und schlägt dann mit der Sohle auf den Boden, auf dem er verharrt, bis das Bein etwas über die senkrechte Stellung hinaus vorgerückt ist. Nach Ausweis der Fischerschen Aufnahmen ruht die Sohle nicht absolut fest auf dem Boden, sondern die Bewegung des Hinunterklappens der Sohle setzt sich in Form einer ganz leisen Neigung des Fußes fort, die in ein ebenso geringfügiges Kippen nach vorn übergeht. Man erhält unmittelbar den Eindruck, daß die Körperlast auf dem nachgiebigen Polster der Fußsohle gleichsam hinüberschaukelt.

Schematisiert man das vorn aufgesetzte Bein als eine steife Stütze von unveränderlicher Länge, so ist es klar, daß, wenn der untere Endpunkt auf dem Boden feststeht und der obere sich mit dem Körper vorwärts bewegt, dieser obere Punkt einen Kreisbogen um den unteren Endpunkt beschreiben und senkrecht über diesem seine höchste Stellung erreichen muß. Tatsächlich findet eine derartige Bewegung des Hüftgelenkes statt, die aber verschiedener Nebenumstände wegen von der reinen Kreisbewegung stark abweicht. Das Bein ist ja in Wirklichkeit keine starre Stütze, und es erfährt, wiederum im Gegensatz zur Annahme der Gebrüder Weber vom Augenblick des Aufsetzens des Fußes an bis zum Einnehmen der senkrechten Stellung eine zunehmende Streckung im Kniegelenk. Hieraus ergibt sich die oben schon erwähnte, erst konkav, dann konvex aufsteigende Bahn des Hüftgelenks während des ersten Teiles der Periode des Stützens. Der Anstieg ist hier erheblich steiler als die Kreiskurve sein würde, weil ja der Radius durch die Streckung des Knies vergrößert wird.

Von der mechanischen Wirkung des Beines in dieser Periode kann man aus den mitgeteilten Angaben eine ziemlich deutliche Vorstellung gewinnen, obschon genauere Untersuchungen noch nicht vorliegen. Die Streckung im Kniegelenk ist offenbar aktiv und muß durch die Hüft- und Oberschenkelmuskeln bewirkt werden. Einen Begriff von der Größe der Leistungen kann man sich machen, indem man die von Fischer bestimmte Kurve der vertikalen und horizontalen Komponenten des Bodendruckes betrachtet. Zwar beziehen sich die Angaben auf den Gesamtdruck, aber für die Zeiträume, während der nur ein Fuß auf dem Boden ruht, ist natürlich der Gesamtdruck mit dem Druck auf den einen Fuß identisch. Selbstverständlich ist der Druck des Bodens gegen den Fuß ganz dasselbe, wie der Druck des Fußes oder Beines gegen den Boden, und es bringt nur die Form der Rechnung diese Ausdrucksweise mit sich. In dem Augenblick, wenn der rechte Fuß den Boden berührt, also zu Beginn der Periode des Stützens, ändert sich der Gesamtdruck nicht, sondern bleibt konstant. Hieraus ist zu schließen, daß ein ganz gleichmäßiger Übergang der Last von dem hinten stehenden Fuße auf den vorwärts gestellten stattfindet. Der senkrechte Druck auf den Boden betrug zu dieser Zeit für die Versuchsperson von 58,4 kg fast genau 70 kg, also etwa 15 Proz. mehr als das Körpergewicht. Indem das stützende Bein bis zur Senkrechten vorschreitet, übt es anfangs noch steigenden, dann schnell absinkenden Druck aus, und zwar betrug das Maximum fast 77 kg. Sehr bemerkenswert sind die gleichzeitigen Werte der horizontalen, in die Richtung des Ganges fallenden Komponente des Bodenwiderstandes. Sie beträgt für die Zeit, unmittelbar nachdem der linke Fuß den Boden verlassen hat — 7 kg und gleich darauf

sogar — 16 kg und bleibt während der Periode des Stützens negativ, d. h. es ist ein erheblicher Widerstand der Bodenreibung in der Gangrichtung zu überwinden. Dieser Widerstand ebenso wie die Vermehrung des Druckes über das Körpergewicht hinaus rührt natürlich davon her, daß die Last des Rumpfes der Hebung widerstrebt, zu der sie durch das schräg nach vorn gesetzte und obendrein sich streckende Stützbein gezwungen wird.

5. Die Periode des Stemmens.

Die Periode des Stützens geht, noch während das andere Bein schwingt, in die des Schiebens oder Stemmens über, sobald das Bein die senkrechte Lage überschreitet. Schon als bloße Stütze würde von diesem Augenblicke an das Bein eine Vorwärtsbewegung des Rumpfes verursachen, indem die Last auf dem oben erwähnten Kreisbogen nach vornüber zu fallen streben würde. Diese vorwärtsschiebende Wirkung erhält dadurch Kraft und Nachdruck, daß das Bein erst vollends im Knie und alsdann auch im Fußgelenk gestreckt wird, wobei Fußballen und Fußspitze allein auf dem Boden bleiben. Durch diese Verlängerung des Beines erhält die Bahn des Hüftgelenkes eine flachere Krümmung, als dem Kreise von der Länge des senkrecht stützenden Beines entsprechen würde. Immerhin aber bewegt sich das Hüftgelenk und mit ihm der ganze Oberkörper in einer absteigenden Kurve. Wenn das Bein allmählich aus seiner senkrechten Stellung um etwa 25° nach vorn geneigt ist und die Streckung des Fußgelenkes etwa halb vollendet ist, beginnt wieder Beugung des Knies. Dadurch und durch die für die Periode des Schwingens schon angegebene Streckung des Knies im linken schwingenden Beine kommt dessen Ferse zum Aufschlagen auf den Boden und es beginnt für das linke Bein die Periode des Stützens. Infolge der starken Streckung des rechten Fußgelenks und der beginnenden Streckung des linken Kniegelenks wird in diesem Augenblicke die absteigende Kurve der Hüftgelenksbahn in die aufsteigende übergeführt. Gleich darauf ist die Streckung des Fußgelenks vollendet, es tritt Beugung im Fuß- und Kniegelenk ein und das dadurch verkürzte, durch die Streckung und Vorwärtsbewegung des Stützbeines angehobene Bein löst sich vom Boden und geht in die Periode des Schwingens über.

Die Bewegung des Fußes, während er auf dem Boden ruht, ist von den Gebrüdern Weber als das „Abwickeln" der Sohle am Boden bezeichnet und mit dem Abrollen der Felge eines Rades verglichen worden. Da der Fuß mit der Ferse aufgesetzt wird, dann mit der ganzen Sohle aufliegt, dann hinten gehoben wird und zuletzt mit der Spitze den Boden verläßt, so ist allerdings eine äußere Ähnlichkeit mit der Rollbewegung vorhanden. Der Sache nach aber ist die Bewegung des Fußes etwas von der eines rollenden Rades nicht nur verschiedenes, sondern von Grund aus entgegengesetztes. Die Fortbewegung beim Gehen beruht wesentlich auf der Verlängerung des stemmenden Beines durch die Streckung im Fußgelenk. Für die Rollbewegung ist im Gegenteil bezeichnend, daß sie nur bei runden Körpern, die allseitig gleichen Radius haben, in ausgeprägter Form zustande kommt. Daher ist der Vergleich zwischen Gehbewegung und Radrollung von Grund aus verfehlt.

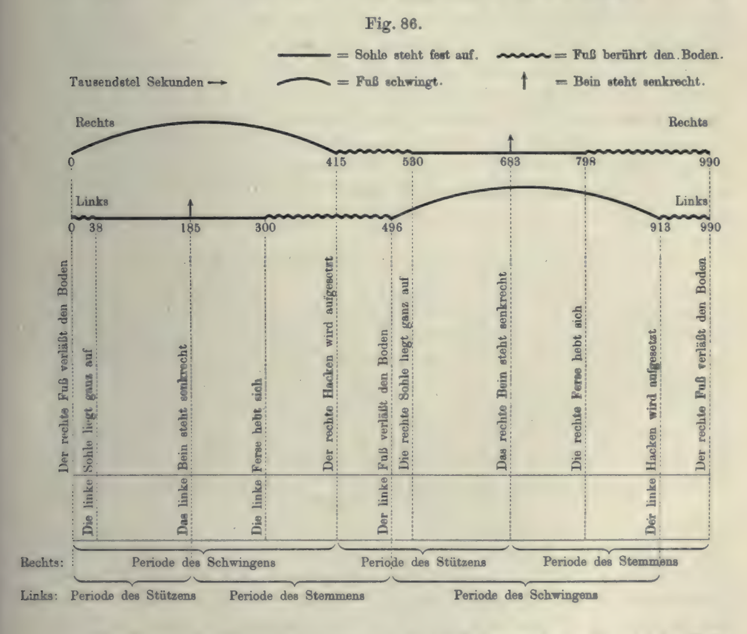
Die Wirkung des stemmenden Beines ist wiederum aus Fischers Untersuchung über die gegen den Boden ausgeübten Kräfte zu erkennen. Im Augenblick, wo die Senkrechte überschritten ist, also das Hüftgelenk eben den Höhepunkt seiner Bahn erreicht hat, besteht offenbar eine Art Schleuderung des Oberkörpers, denn der senkrechte Druck des allein auf dem Boden

ruhenden Fußes beträgt für das Körpergewicht 58,7 kg nur etwa 20 kg, also beträchtlich weniger als die Hälfte. Der Druck nimmt erst schnell, dann langsam wieder zu und erreicht, während die Sohle noch ganz auf dem Boden ruht, den vollen Betrag des Körpergewichts, den er alsbald, während durch die Streckung des Fußgelenks der Oberkörper gehoben wird, bis zu etwa 30 Proz. überschreitet. Während des letzten Teiles des Stemmens, wenn der andere Fuß schon aufgesetzt ist, findet die eigentümliche Übertragung des Gewichtes von einem Fuß auf den anderen ohne Veränderung des Gesamtdruckes statt, von der oben schon die Rede war. Die vorwärtstreibende Wirkung des stemmenden Beines äußert sich in einer rückwärts gerichteten Schubkraft, die von 0 bis gegen 12 kg anwächst.

6. Übersicht über die zeitliche Verteilung der Beintätigkeiten.

Um eine bessere Übersicht über die Wechselbeziehungen zwischen den beschriebenen Tätigkeiten der beiden Beine zu ermöglichen, mögen hier die wichtigsten Punkte nach Raum und Zeit nochmals zusammengestellt werden.

Fig. 86.



Die Dauer des Doppelschrittes von 0,990 Sek. werde in 20 gleiche Teile zerlegt, um ebensoviele Phasen der Gangbewegung bezeichnen zu können. Das Zeitintervall beträgt demnach 0,0495 Sek. Die Länge des Doppelschrittes betrug 155,75 cm, bei der ungleichförmigen Geschwindigkeit sind aber die Raumabstände der einzelnen Phasen untereinander verschieden. Die Stellungen

der Beine im allgemeinen sind aus der Tafel zu ersehen, die zeitlichen Verhältnisse der Anfangs- und Endpunkte der einzelnen Tätigkeiten sind auf der nachfolgenden Übersicht zusammengestellt.

7. Accessorische Bewegungen der Beine.

Außer den bis hierher beschriebenen Bewegungen, die unmittelbar der Fortbewegung dienen, sind nun noch eine ganze Reihe anderer Bewegungen der Beine beim Gehen wahrzunehmen, nämlich Bewegungen in der Richtung quer zur Gangrichtung.

Der Fuß wird nicht genau mit sich selbst parallel nach vorn gebracht, sondern wird im ersten Teile des Schwingens ein wenig einwärts gedreht, schwingt am anderen Beine gerade gerichtet vorbei, wird aber vor dem Aufsetzen wieder ein wenig (10 bis 15°) nach außen, und während des Niederfallens der Sohle wieder zurück gedreht. Die Fußspitze beschreibt demnach, von oben gesehen, eine Wellenlinie, da sie bald mehr, bald weniger von der senkrechten Mittelebene abweicht.

Das Fußgelenk, also das untere Ende des Unterschenkels, macht dieselbe Seitenbewegung mit, aber in geringerem Maße als die Fußspitze, beschreibt also eine flachere Wellenlinie von derselben Art. Das Knie macht während des Schwingens eine Kurve nach lateralwärts, von der es erst kurz vor dem Aufsetzen des Fußes zurückkehrt, so daß um diese Zeit der Unterschenkel senkrecht steht. Während des Aufsetzens erfolgt eine beträchtliche Abweichung des Knies nach lateralwärts, und indem der Unterschenkel sich vorwärts zu neigen beginnt, richtet er sich zugleich nach medialwärts auf, indem das Knie wieder medialwärts rückt. Während des Abwickelns der Sohle beginnt dann wieder die seitliche Abweichung, die während des Schwingens ihren Fortgang nimmt.

Durch diese Bewegung des Knies und die der Hüfte werden die seitlichen Bewegungen des Oberschenkels bestimmt. Das Hüftgelenk beschreibt in der Seitenrichtung eine ziemlich regelmäßige, flache Wellenlinie, indem es während des Schwingens nach medialwärts, während des Auftretens nach lateralwärts bewegt wird. Daraus ergibt sich mit Rücksicht auf die gleichzeitigen Seitenbewegungen des Kniegelenks, daß der Oberschenkel im ersten Teile der Schwingung vom Knie aus gerechnet medialwärts geneigt ist, vor dem Aufsetzen lateralwärts, während des Aufsetzens senkrecht steht und während des Stemmens erst eine Neigung lateralwärts macht, um durch die senkrechte Ebene wieder zur Neigung medialwärts überzugehen.

Für die Bedeutung des Beines als Stütze ist die Beziehung der Lagen des Hüftgelenks zum Fußgelenk wichtiger als die Stellung von Oberschenkel und Unterschenkel für sich. In dieser Beziehung ergibt sich, daß während des Aufstehens eines Fußes das Hüftgelenk um mehr als 5 cm weiter lateralwärts steht als das Fußgelenk, dagegen während des Schwingens der Fuß senkrecht unter der Hüfte getragen wird. Der Übergang geschieht allmählich und annähernd gleichförmig.

Über die Beanspruchung der Muskulatur durch diese schräge Stützung ist nichts bekannt, doch ist anzunehmen, daß die Abduktoren und Adduktoren in ähnlicher Weise, aber in geringerem Maße angespannt werden, wie beim asymmetrischen Stehen.

Diese seitlichen Bewegungen der Beine stehen natürlich im Zusammenhang mit der Erhaltung des Körpergleichgewichts gegenüber der Neigung zum Seitwärtsfallen. Dies gilt nicht nur von denjenigen Zeiträumen, in denen das Bein als Stütze des Körpers auf dem Boden ruht, denn auch die seitlichen Bewegungen während des Schwingens müssen an dem Körper, an dem das Bein hängt, entsprechende Gegenwirkungen hervorrufen. Die letzterwähnten Beziehungen der Lage des Hüftgelenks zum Fußgelenk sind so zu erklären, daß der Körper, während ein Bein aufsteht, nach der Seite dieses Beines hinüber geschoben wird, damit der Schwerpunkt wenigstens annähernd über die Unterstützungsfläche komme.

In dieser Beziehung ist zu bemerken, daß der Fuß auf den Boden, außer dem senkrechten Druck und dem Schub in der Richtung des Ganges, auch seitliche Schubkräfte ausübt.

Während das rechte Bein frei schwingt, drückt die Sohle des linken Fußes nach rechts. Man kann dies beim Gehen auf einer wackeligen oder leicht verschieblichen Unterlage mitunter deutlich wahrnehmen.

Endlich ist noch zu allen diesen Angaben zu bemerken, daß sich rechtes und linkes Bein, wie auch aus den angeführten Zahlen zu erkennen ist, nicht genau gleich verhalten. Aus der Gesamtheit der von Fischer gemachten Beobachtungen läßt sich schließen, daß es sich hierbei nicht um bloße Zufälligkeiten oder Unregelmäßigkeiten in der Gangbewegung, sondern um eine Konstante, auf die Verschiedenheiten im Körperbau der rechten und linken Seite begründete Erscheinungen handelt.

Der Einfluß der Asymmetrie im Bau der Knochen und des gesamten Körpers auf die Bewegungsweise von Menschen und Tieren ist von Guldberg[1]) untersucht worden.

II. Die Bewegungen des Oberkörpers.

1. Überblick.

Die Tätigkeit der Beine ist als der wesentlichste Teil der Gehbewegung im obigen ausschließlich besprochen worden. Selbstverständlich ist aber beim Gehen kein einziger Teil des Körpers unbewegt, und in jedem Augenblicke ist die Bewegung jedes Körperteiles von Lage und Bewegung der anderen Körperteile abhängig. Im großen und ganzen kann die Bewegung der Beine als Ursache, die Bewegung des Rumpfes und der Arme als Folge aufgefaßt und dargestellt werden, die Einzelheiten der Beinbewegung sind aber nur aus ihren Beziehungen zur Bewegung des übrigen Körpers zu erklären.

Diese Beziehungen lassen sich nach zwei Hauptgesichtspunkten betrachten: Erstens vermitteln die Beine, die ja allein den Boden berühren, die Bewegungen des Gesamtschwerpunktes gegenüber den Widerstandskräften des Bodens. Die Endglieder in dieser Wirkungsreihe sind einerseits die Beschleunigungen und Verzögerungen, die dem Gesamtschwerpunkt in verschiedenen Richtungen erteilt werden, andererseits die Gegenwirkungen, die der Druck und die Reibung der Füße am Boden hervorruft. Beide Gruppen von Kräften können, wie dies für alle räumlichen Betrachtungen üblich ist, in je drei

[1]) G. A. Guldberg, Etudes sur la dyssymmetrie morphologique et fonctionnelle chez l'homme et les vertébrés supérieurs. Christiania 1897.

Komponenten nach drei Hauptrichtungen zerlegt werden. Zweitens sind die einzelnen Teile des Körpers gegeneinander beweglich, insbesondere der Rumpf steht auf dem Becken im Gleichgewicht, und die Bewegungen der Beine bringen fortwährende Veränderungen dieses Gleichgewichtes hervor. Die dadurch entstehenden Schwankungen werden durch Muskeltätigkeit ausgeglichen werden müssen.

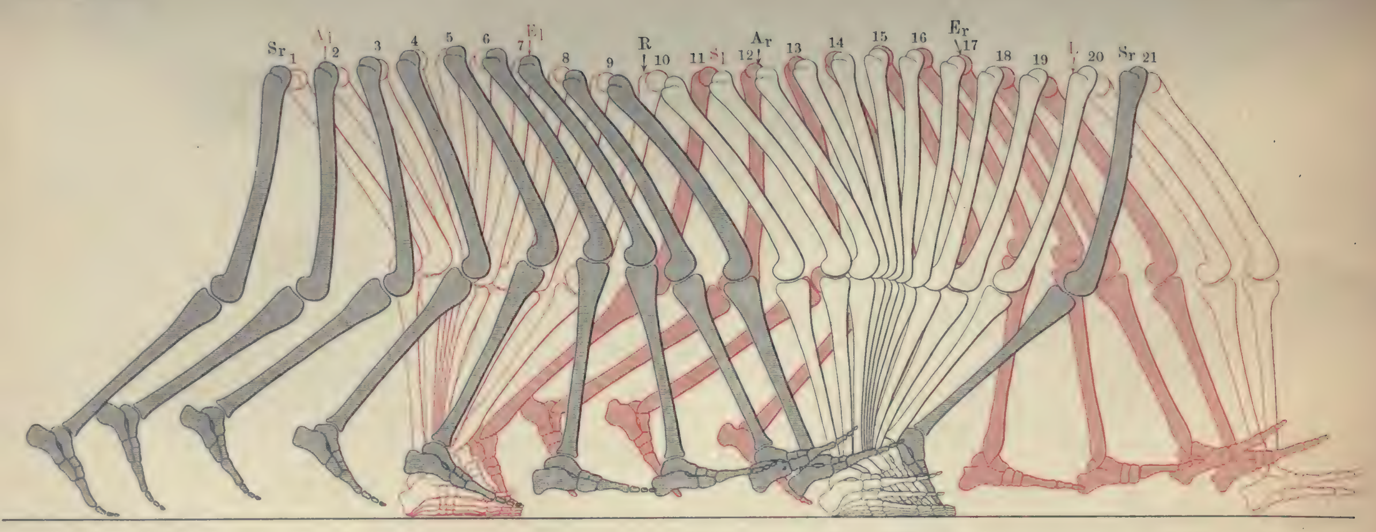
Um die mechanischen Bedingungen zu erkennen, die für jede Phase der Gangbewegung bestehen, und um wenigstens ganz im allgemeinen beurteilen zu können, welcher Art die Muskeltätigkeiten auch am oberen Teile des Körpers sein müssen, bedarf es der genauen Kenntnis der Bewegungen des Rumpfes, der Arme und des Kopfes. Aus den Stellungen dieser Einzelteile ergibt sich für jeden Augenblick die Lage des Gesamtschwerpunktes, aus dessen Lageveränderungen wieder auf die Wirkung des Bodendruckes zu schließen ist.

2. Die Bewegungen des Rumpfes.

Die Bewegungen des Rumpfes sind nach Fischers Vorgang am besten zu beschreiben, indem man die Bewegungen betrachtet, die die Verbindungslinien der beiden Hüftgelenke und der beiden Schultergelenke (kurz als Hüftlinie und Schulterlinie zu bezeichnen) ausführen, und ferner die Bewegung, die die Verbindungslinie der Mittelpunkte dieser beiden Achsen, die Rumpflinie macht.

a) Die Mitte der Hüftlinie schwankt infolge der Bewegungen, die den einzelnen Hüftgelenken von den Beinen erteilt werden, und zwar sowohl nach oben und unten, wie nach beiden Seiten, und wird dabei bald mit größerer, bald mit geringerer Geschwindigkeit vorwärts bewegt. Diese Geschwindigkeitsänderungen in der Gangrichtung lassen sich am anschaulichsten so darstellen, daß man die Geschwindigkeit in jedem Augenblick mit einer gleichförmigen mittleren Geschwindigkeit vergleicht, die der des Ganges gleich ist. Dann erscheinen Beschleunigung und Verlangsamung als Schwankungen vorwärts und rückwärts, bezogen auf eine gleichförmig bewegte Ebene. In der senkrechten Ebene beschreibt die Hüftlinienmitte eine Wellenlinie, deren Wellenlänge gleich der eines einfachen Schrittes ist und deren Höhe etwas über 4 cm beträgt. Der höchste Punkt liegt je an der Stelle, an der ein Bein nach dem Aufsetzen senkrecht steht, der tiefste Punkt zu Anfang der Schwingung des Beines. Die steilste Stelle der Kurve liegt im ersten Teile des absteigenden Astes. Siehe Taf. I. Die seitlichen Schwankungen erzeugen eine Wellenlinie in horizontaler Ebene mit der gleichen Periode, indem jedesmal dem senkrechten Stande eines Beines die größte Abweichung nach der Seite dieses Beines, dem Beginn der Schwingung eines Beines die größte Abweichung nach der Seite des anderen Beines entspricht. Die Schwankungen der Geschwindigkeit haben ebenfalls die gleiche Periode, ihre Minima und Maxima fallen etwas früher als die der anderen Kurven. Die Abweichung von der gleichförmigen Bewegung beträgt etwa $\pm$ 1,5 cm.

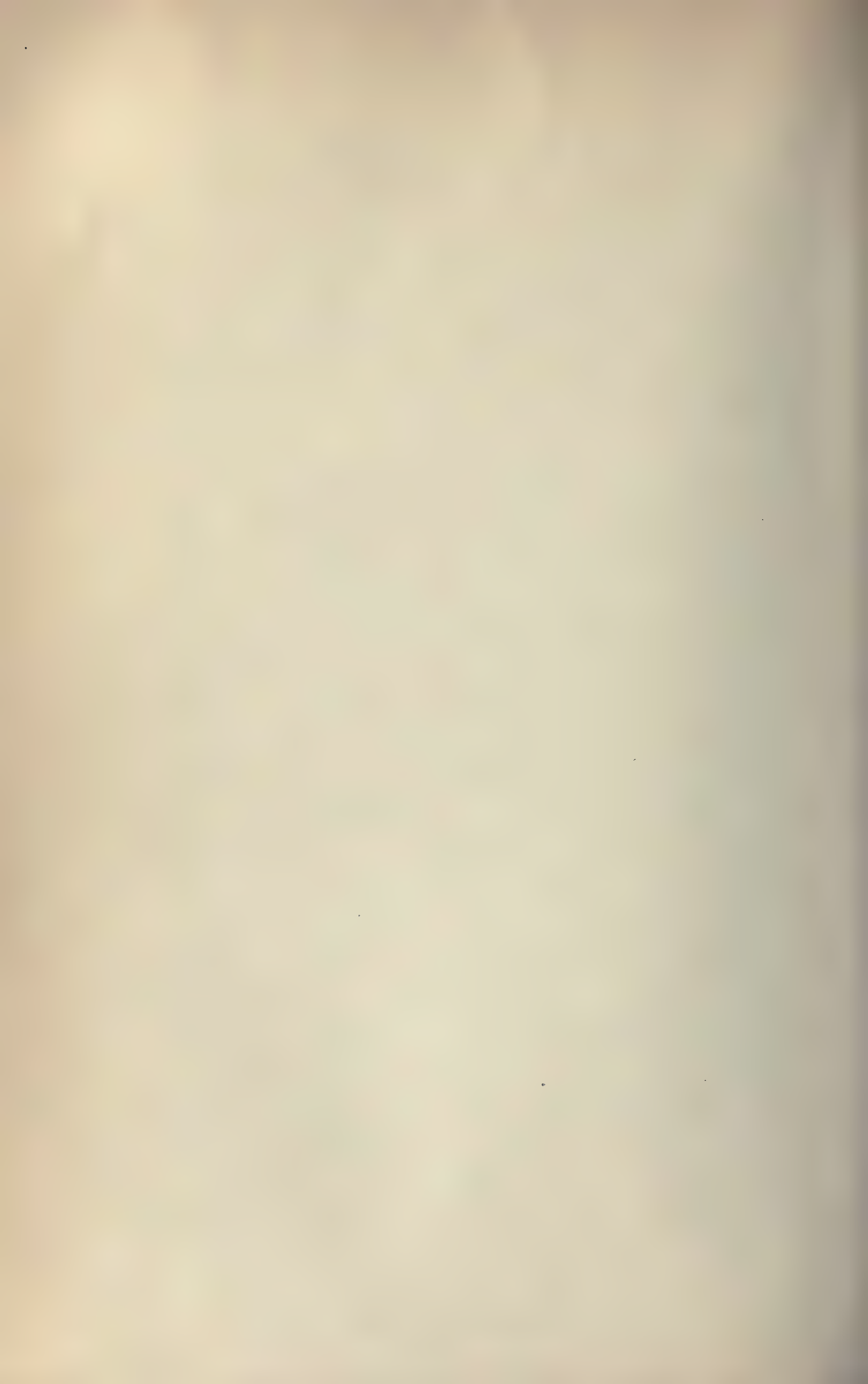
Aus diesen drei Schwingungen des Hüftlinienmittelpunktes setzt sich seine eigentliche Bahn zusammen, die man nach Carlet annähernd beschreiben kann, indem man sich längs der Unterseite eines in der Gangrichtung horizontal stehenden Zylinders von etwa 2 cm Durchmesser eine Schlangenlinie beschrieben denkt, so daß die Gipfel der Wellen links und rechts bis etwas über den größten Durchmesser hinaufreichen.



Bewegung der Beine beim Gehen nach O. Fischer.

Es bedeutet: *Ar* und *Al* den Anfang, *Er* und *El* den Endpunkt der Zeit, während der die ganze Sohle auf dem Boden ruht, *R* und *L* die Augenblicke, wenn der rechte und linke Fuß den Boden berühren, *Sr* und *Sl* die Augenblicke, wenn sie zu schwingen beginnen.

Nagel, Physiologie des Menschen. IV. Friedr. Vieweg & Sohn in Braunschweig.



Die Bewegungen der Hüftgelenkmittelpunkte sind annähernd dieselben wie die der Hüftlinienmitte, so daß die Hüftlinie annähernd sich selbst parallel bleibt. Die Abweichungen sind anschaulich darzustellen als Schwingungen der Hüftlinie um ihren ruhend gedachten Mittelpunkt.

Für jeden Zeitpunkt läßt sich dann leicht angeben, um wieviel einer der Hüftgelenksmittelpunkte höher oder niedriger, weiter vor- oder rückwärts steht als die Hüftlinienmitte. Der seitliche Abstand kann für die geringen vorkommenden Winkelausschläge der Hüftlinie als gleichbleibend bezeichnet werden. Selbstverständlich muß, wenn für ein Hüftgelenk die Stellung gegeben ist, das andere die entsprechend entgegengesetzte Lage haben.

Die Lage der Hüftlinie, die durch diese Betrachtungen dargestellt werden soll, ist abhängig von der Stellung der beiden Hüftgelenksmittelpunkte gegeneinander. Daher hängt auch die Periode ihrer Bewegungen nicht von der Periode eines Hüftgelenkpunktes allein ab. In dem Augenblick, wenn das linke Bein senkrecht steht, hat der rechte Hüftgelenksmittelpunkt seine höchste Stellung. Er senkt sich seiner tiefsten Stellung relativ zur Hüftlinienmitte zu, die er erreicht, bevor das schwingende Bein aufgesetzt wird. Ungefähr zu Beginn der Schwingung des linken Beines hat er abermals den höchsten Stand relativ zur Hüftlinienmitte erreicht und in der Mitte der Schwingung des linken Beines abermals seinen tiefsten Stand. Das rechte Hüftgelenk hat also relativ zur Hüftlinienmitte seinen höchsten Stand, wenn das rechte Bein schwingt und nachdem das rechte Bein aufgesetzt ist, und seinen tiefsten, ehe das rechte Bein aufgesetzt wird und wenn das linke Bein schwingt. Zwischen dem Augenblick, wenn das linke Bein senkrecht steht und dem, wenn das rechte senkrecht steht, schwankt also die rechte Hälfte der Hüftlinie abwärts, aufwärts und wieder abwärts. Sie macht also während eines einfachen Schrittes drei halbe Schwingungen. Die Ausschläge sind freilich nur klein, indem der Unterschied im Stande der beiden Hüftgelenke gegeneinander nur etwa 1 cm beträgt.

In der Gangrichtung sind die Schwingungen viermal so groß, sie haben aber eine einfache Periode, indem nur mit jedem Vorschwunge des Beines der zugehörige Hüftgelenksmittelpunkt nach vorn voreilt, während der gegenseitige zurückbleibt. Die größte Abweichung fällt auf den Augenblick des Niedersetzens des Fußes.

b) Die Bewegung der Schulterlinienmitte läßt sich nun am einfachsten durch die Bewegungen bezeichnen, die ihre Verbindungslinie mit der Hüftlinienmitte, die Rumpflinie, ausführt. Im Augenblick, wenn das rechte Bein aufgesetzt wird, ist die Rumpflinie am meisten nach rechts geneigt. Nach dem Aufsetzen schwingt sie sogleich zurück und über die Mittelstellung hinaus, macht einige Schwankungen, und ist beim Aufsetzen des linken Beines wieder am meisten nach rechts geneigt. Der Gesamtumfang der seitlichen Schwingungen der Schulterlinienmitte gegen die Hüftlinienmitte bleibt unter 1,5 cm.

Diese Schwingungen sind den seitlichen Bewegungen des Hüftgelenkes entgegengesetzt, führen also gewissermaßen eine Ausgleichung herbei.

Die Vorwärts- und Rückwärtsneigung der Rumpflinie steht in Beziehung zu den vertikalen Schwankungen der Hüftgelenkmitte, in dem die stärkste Rückwärtsneigung jedesmal vor einem Maximum der vertikalen Wellenlinie

des Hüftlinienmittelpunktes, die stärkste Vorwärtsneigung nach diesen Zeitpunkten fällt. Der Rumpf ist demnach rückwärts geneigt, vom Aufsetzen jedes Fußes an bis das Bein senkrecht steht, und vorwärts von diesem Augenblicke an, bis das andere Bein aufgesetzt wird. Die Größe der Schwankungen in dieser Richtung ist nicht unbeträchtlich, denn der Umfang der Ausschläge der Schulterlinienmitte gegenüber der Hüftlinienmitte beträgt im ganzen 2,5 cm.

Es ist besonders interessant, daß auch die Schulterlinienmitte gegen die Hüftlinienmitte eine merkliche Vertikalbewegung ausführt, daß also der Rumpf beim Gehen sich in sich selbst verlängert und verkürzt. Diese Bewegung hat ein deutliches Maximum am Beginn der Stemmperiode jedes Fußes, ein Minimum am Beginn der Schwingungsperiode. Absolut gerechnet beschreibt natürlich die Schulterlinienmitte trotzdem in der vertikalen Ebene eine Wellenlinie, die ungefähr der der Hüftgelenkmitte parallel ist.

Die Bewegungen der Schultergelenkmittelpunkte gegenüber der Schulterlinienmitte haben ganz denselben Verlauf wie die der Hüftgelenkmittelpunkte gegenüber der Hüftgelenkmitte, haben aber entgegengesetzte Richtung. Es tritt also hier dasselbe ein, wie bei der seitlichen Bewegung der beiden Mitten gegeneinander, nämlich die Bewegung der Schultern bewirkt eine Art Ausgleichung der Bewegung in den Hüften. Dies gilt sowohl von den Bewegungen vor- und rückwärts, wie von denen auf- und abwärts.

3. Die Bewegung des Kopfes.

Die Bewegungen des Kopfes auf dem Rumpf lassen dieselbe Erscheinung erkennen. Die Verbindungslinie von Scheitelpunkt und Schultergelenkmitte, die „Kopflinie", macht seitliche Bewegungen, die denen der Rumpflinie entgegengesetzt sind, aber in der Periode mit ihnen übereinstimmen. Diese Schwingungen sind klein, so daß der Scheitelpunkt gegen die Schulterlinienmitte nur um 0,5 cm nach jeder Seite schwankt.

Die absoluten Schwankungen sind viel größer, sie betragen nach jeder Seite über 1,5 cm und entsprechen denen der Hüftlinienmitte, in dem bei jedem Schritt ein Ausschlag nach der Seite des stehenden Beines stattfindet.

Die Schwankungen des Scheitelpunktes nach vorwärts und rückwärts gegenüber der Schulterlinienmitte können über 1 cm nach jeder Seite betragen, im übrigen entsprechen sie der Bewegung des Rumpfes, d. h. es findet ein Zurückbleiben vor jedem Maximum der vertikalen Wellenlinie und ein Voreilen danach statt.

Die Vertikalschwankungen des Kopfes sind infolge dieser Neigungsveränderungen des Rumpfes von denen der Hüftlinienmitte verschieden, und zwar sind sie größer, indem die Wellenhöhe der Kurve fast 6 cm beträgt.

4. Die Bewegung der Arme.

An den Schwankungen des Rumpfes beteiligen sich die Arme, teils passiv, teils aber auch aktiv, um durch ihre Schwingungen den Oberkörper gegen Drehungen und seitliche Schwankungen zu schützen. Während das rechte Bein vorschwingt, schwingt auch der linke Arm vorwärts, wobei der Unterarm allmählich stärker gebeugt und adduziert wird. Im Augenblick, wenn

der rechte Fuß aufgesetzt wird, schwingt der linke Arm heftig zurück, wobei der Unterarm wieder nahezu gestreckt und stark abduziert wird. Bei dieser Bewegung findet jedenfalls auch eine Rotation im Schultergelenk statt. In der nachfolgenden Periode des Stemmens und Schwingens des rechten Beines schwingt der linke Arm wieder vor. Umgekehrt entsprechend verhält sich der rechte Arm.

III. Die Bewegung des Gesamtschwerpunktes.

1. Die Bewegung des Gesamtschwerpunktes bezogen auf gleichförmige Bewegung.

Indem man für eine große Anzahl aufeinanderfolgender einzelner Stellungen, die der Körper beim Gehen einnimmt, den Gesamtschwerpunkt bestimmt, erhält man ein genaues Bild der Bewegung des Gesamtschwerpunktes. Die Bahn des Gesamtschwerpunktes ist insofern etwas ganz anderes als die bisher besprochenen Punktbahnen, weil sie nicht von einem bestimmten Punkt des Körpers beschrieben wird, sondern von dem nur theoretisch angenommenen Schwerpunkt, der seine Lage im Körper selbst während der Bewegungen verändert.

Die Bahn des Gesamtschwerpunktes hat im allgemeinen dieselbe Form wie die der Hüftlinienmitte, unterscheidet sich von ihr aber im einzelnen doch ganz wesentlich. Insbesondere sind die Abweichungen des Schwerpunktes von einem mit der mittleren Ganggeschwindigkeit in der Gangrichtung gleichförmig bewegt gedachten Punkt kleiner als die irgend eines bestimmten Punktes im Körper. Denkt man sich durch einen solchen gleichförmig bewegten Hilfspunkt, der die Mittellage des Schwerpunktes einnimmt, drei Normalebenen gelegt, die mit ihm bewegt werden, so läßt sich die Bewegung des Gesamtschwerpunktes anschaulich auf diese Ebenen beziehen.

a) Kurz vor dem Aufsetzen eines Fußes, während das andere Bein sich noch vom Boden abwickelt, befindet sich der Schwerpunkt am weitesten nach hinten, 12 mm hinter der frontalen Normalebene. In diesem Augenblicke bewegt er sich genau mit der mittleren Ganggeschwindigkeit. Dabei befindet er sich auf der Seite des stemmenden Beines, und nähert sich der sagittalen Normalebene. Gleichzeitig bewegt er sich von oben nach unten durch die horizontale Normalebene mit dem Maximum seiner vertikalen Geschwindigkeit.

b) Beim Aufsetzen des Fußes hat der Schwerpunkt schon wieder eine beschleunigte Geschwindigkeit angenommen, die ihn der frontalen Normalebene nähert, zugleich oder unmittelbar nachher tritt er mit fast maximaler transversaler Geschwindigkeit durch die sagittale Normalebene hindurch, und setzt seine Bewegung nach unten mit abnehmender Geschwindigkeit fort.

c) In der Mitte der Periode des Aufstehens beider Füße ist er trotz dauernder Beschleunigung noch immer hinter der frontalen Normalebene, dagegen hat seine transversale Geschwindigkeit ihr Maximum erreicht, und beginnt abzunehmen, während die Bewegung nach unten ihre Grenze erreicht hat, bei einem Abstand von 2 cm unter der horizontalen Normalebene.

d) Kurz, ehe das bisher stemmende Bein den Boden verläßt, geht der Schwerpunkt mit maximaler Geschwindigkeit nach vorn durch die frontale

Normalebene, die Bewegung in transversaler Richtung geht mit maximaler und dann abnehmender Geschwindigkeit weiter, die in vertikaler Richtung beginnt von unten nach oben mit steigender Geschwindigkeit.

e) Während das zuletzt aufgesetzte Bein zur senkrechten Stellung übergeht, rückt der Schwerpunkt mit abnehmender Geschwindigkeit vor und erreicht seine vorderste Stellung 12 mm vor der frontalen Normalebene. Auch seitlich kommt er bis an die Grenze seiner Schwingung, nämlich etwa 12 mm von der sagittalen Normalebene, während er zugleich von unten her mit fast seiner maximalen Geschwindigkeit in dieser Richtung die horizontale Normalebene durchbricht.

f) Bevor noch das zuletzt aufgesetzte Bein sich vom Boden abwickelt, tritt der Schwerpunkt wieder hinter die frontale Normalebene, schwingt mit zunehmender Geschwindigkeit auf die Sagittalebene zu und erreicht seinen höchsten Stand, 2 cm über der horizontalen Normalebene. Dies ist der Augenblick, in dem der Schwerpunkt die geringste absolute Geschwindigkeit nach vorn besitzt.

g) Während der Periode des Abwickelns und Schwingens des Beines bleibt nun der Schwerpunkt allmählich hinter der frontalen Normalebene zurück, während seine seitliche Bewegung ihren Fortgang nimmt, und er sich der horizontalen Ebene von oben her mit zunehmender Geschwindigkeit nähert.

h) Mit dem Aufsetzen des schwingenden Fußes beginnt dann dieselbe Folge von neuem.

2. Die Bahn des Schwerpunktes.

Diese verwickelte Bewegungsform stellt sich nach den einzelnen Ebenen zerlegt als aus drei ganz regelmäßigen Schwingungskurven zusammengesetzt dar. Die Kurve der Bewegung in der Gangrichtung hat ein Maximum, kurz ehe der aufgesetzte Fuß senkrecht steht, ein Minimum, ehe der andere Fuß aufgesetzt wird. Der Gesamtunterschied beträgt 2,5 cm. Die Kurve der seitlichen Schwankungen macht während eines einfachen Schrittes nur eine halbe Schwingung, die einen Ausschlag von 1,3 cm nach der Seite des aufstehenden Fußes bedeutet, und ihr Maximum bei der senkrechten Stellung hat. Endlich die Kurve der senkrechten Schwankungen zeigt eine Welle nach oben im Augenblick der Streckung des stützenden Beines und eine Welle nach unten im Augenblick des Aufstehens beider Füße. Der Gesamtunterschied beträgt fast 4 cm.

Aus der solchergestalt bestimmten Bewegung des Gesamtschwerpunktes hat Fischer die Größe der erforderlichen Beschleunigungen und somit die in jedem Augenblick einwirkenden äußeren Kräfte berechnet, die oben bei der Tätigkeit der Beine angeführt worden sind. Die Berechnung der im Oberkörper wirkenden Kräfte steht noch aus.

Zum Schlusse sei erwähnt, daß Anthropologen und Kliniker eine Anzahl typischer Abweichungen vom normalen Gange unterscheiden, deren Untersuchung über das Gebiet der Physiologie hinausreicht.

Auch die Untersuchungen über den Lauf und den Sprung mögen hier unberücksichtigt bleiben, da ihre Darstellung zu weit vom allgemeinen physiologischen Gebiete ins einzelne führen würde.

Protoplasmabewegung

von

Otto Weiss.

Literaturquellen:

M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen 1863.
W. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität 1864.
Th. W. Engelmann, Die Protoplasmabewegung, Handb. d. Physiol. **1** (1), 343 bis 373, 1879, herausgegeben von L. Hermann.
O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe 1893.
M. Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., 1901.
W. Pfeffer, Handb. d. Pflanzenphysiol. 1897, 1904.
P. Jensen, Die Protoplasmabewegung, Ergebn. d. Physiol. **1** (2), 1 bis 42, 1902.

Bei einer Darstellung der Zellbewegung ist man in Verlegenheit, was man dem Leser an Tatsachen mitteilen soll. So ungeheuer ist die Fülle der Beobachtungen. In einem Handbuche der Physiologie des Menschen ist man daher, glaube ich, berechtigt, auszuwählen in dem größtenteils an Tieren gewonnenen Material. Daher möchte ich von vornherein betonen, daß eine erschöpfende Wiedergabe der Literatur nicht zu erwarten ist. Insbesondere sind Wiederholungen alter Beobachtungen nicht erwähnt. Die Literaturangaben reichen bis Mitte 1903, wie allgemein in diesem Handbuche.

I. Eigenschaften des Protoplasmas.

Bevor man an eine Darstellung der Protoplasmabewegungen geht, hätte man eigentlich die Pflicht, den Begriff Protoplasma zu definieren. Das ist unmöglich, es gibt noch keine strenge Definition dieses Begriffes.

Deshalb hat Flemming bereits vorgeschlagen, das Wort ganz fallen zu lassen, weil sich doch keine klare Vorstellung daran knüpfe. Wir wollen im folgenden nicht versuchen, eine allgemein gültige Definition des Protoplasmabegriffes zu geben; das ist auch für unsere Zwecke nicht nötig, da wir nur mit Protoplasma zu tun haben, das sich bewegt. Für unsere Ausführungen soll daher als Protoplasma bezeichnet werden der bewegungsfähige Zellinhalt, soweit er nicht dem Kern angehört. Seine physikalischen Eigenschaften sind zunächst zu erörtern.

Das Protoplasma ist optisch niemals homogen. Man kann an ihm eine farblose Grundmasse von zähflüssiger Konsistenz (Hyaloplasma) und mehr oder minder feine Körnchen unterscheiden (Körnerplasma). Die Grundmasse bricht das Licht stärker als Wasser, schwächer als Öl; Bestimmungen des Brechungsindex liegen nicht vor. Sie zeigt in sich gewöhnlich Verschieden-

heiten. Meist ist nämlich die Randschicht optisch dichter als die zentralen Protoplasmamassen. In ihr fehlen auch häufig die Körnchen. In den Pseudopodien der Rhizopoden ist vielfach eine stärker lichtbrechende axiale Protoplasmamasse von dem Protoplasma des Randes zu unterscheiden. Hat das Protoplasma die Form von Fasern oder hautartigen Schichten, an denen eine ausgesprochen gerichtete Bewegung stattfindet, so ist es anisotrop und zwar positiv einachsig; die optische Achse fällt mit der Bewegungsrichtung zusammen [Engelmann [1])].

Die Grundsubstanz hat die Eigenschaften einer zähflüssigen Masse. Sie mischt sich nicht mit Wasser, auch wenn ihr eine hautartige Umhüllung fehlt. Mit anderer Grundsubstanz kann sie verschmelzen, aber nur, wenn diese von demselben [2]) Individuum oder von jungen Individuen gleicher Abstammung [3]) herrührt. Der Kohäsionsgrad des Protoplasmas kann bei demselben zelligen Gebilde lokal sehr verschieden sein. Er findet seinen Ausdruck in dem Brechungsvermögen der protoplasmatischen Masse, je größer dieses, um so zäher das Protoplasma. Vermutlich rühren die Unterschiede in der Konsistenz von Unterschieden des Wassergehaltes her.

Eine systematische chemische Untersuchung des Protoplasmas einzelliger Organisationen ist bislang wohl kaum unternommen worden. Wahrscheinlich unterscheidet sich die Zusammensetzung des beweglichen Protoplasmas prinzipiell nicht von dem anderer Zellen. Eine Zusammenstellung der Bestandteile kann hier unterbleiben, da man sie in jedem Lehrbuch der physiologischen Chemie findet. So viel ist jedenfalls sicher, daß die chemischen Eigenschaften des belebten Protoplasmas in stetem Wechsel begriffen sind. Diesen Prozeß erkennen, hieße das Problem des Lebens lösen.

Es würde viel zu weit führen, alle die Abstufungen der Protoplasmabewegungen bei den verschiedenen Tier- und Pflanzenzellen zu beschreiben. Vielmehr können nur einige charakteristische Formtypen geschildert werden. Diese sind untereinander nicht scharf abgegrenzt, sondern es kommen Übergangsformen vielfach vor.

Bei den Bewegungsvorgängen des Protoplasmas muß man zwei Formen auseinanderhalten: die eine ist sicher nicht mit Stoffwechsel verbunden, dagegen ist es vermutlich die zweite.

II. Formen der Protoplasmabewegung.

A. Passive Bewegungen.

1. Molekularbewegung.

Unter den nicht mit Stoffwechsel verbundenen Bewegungen ist die Brownsche [4]) Molekularbewegung zu nennen, die sich z. B. in den Speichelkörpern des Menschen findet. Sie besteht in einem Hin- und Herschwingen

---

[1]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 432, 1875. — [2]) M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen, Leipzig 1863; Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Botanik 3, 337, 1863; de Bary, Die Myzetozoen, 1864; L. Celakovsky, Flora 1892, Erg.-Bd., S. 215. — [3]) P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 62, 172, 1895. — [4]) Brown, Philos. Transact. 1827.

sehr feiner Körnchen im Protoplasma der Zelle. Außer dieser vermutlich pendelartigen Bewegung zeigen die Körnchen vielfach eine fortschreitende, deren Elongation bis zu einem Viertel des Durchmessers eines Speichelkörpers betragen kann. Nicht alle Speichelkörper zeigen diese Bewegung, man findet in einem Speichelpräparat stets auch Zellen ohne Molekularbewegung. Diese fehlt bei allen Zellen, wenn das Präparat eine Zeitlang gelegen hat. Auch das Erlöschen der Bewegung kann man beobachten, es ist mit einem Trübewerden der Zelle verbunden; man hat den Eindruck, daß Gerinnungen eintreten. Diese Erscheinung hat Brücke [1]) veranlaßt, zu untersuchen, ob die Molekularbewegung nicht an das Leben der Zelle gebunden sei. Er ist zu keinem abschließenden Urteil gekommen, scheint aber der Annahme zuzuneigen, daß in der Tat die Bewegung eine Lebenserscheinung der Zelle ist. Später zeigten dann v. Recklinghausen und Lieberkühn [2]), daß man durch Quellung in Leukocyten von Salamandern und Tritonen Molekularbewegung erzeugen kann. E. Neumann [3]) fand, daß die Applikation von Induktionsströmen auf diese Gebilde denselben Effekt hat. Überhaupt kann man durch Schädigungen jeder Art Molekularbewegung in den farblosen Blutkörpern des Menschen erzeugen.

v. Recklinghausen konnte weiter noch zeigen, daß Entziehung des Wassers die Molekularbewegung wieder aufhebt. Somit ist die Möglichkeit gegeben, daß es sich um einen rein physikalischen Vorgang handelt. Dies wird sichergestellt dadurch, daß Narkotisierung auf die Molekularbewegung gar keinen Einfluß hat. Man kann nämlich unter Umständen Leukocyten treffen, die Molekularbewegung und amöboide Bewegung zeigen. Zeitweilige Narkose hebt die letztere temporär auf, die Molekularbewegung dagegen nicht [4]). Somit handelt es sich um einen physikalischen Prozeß, der durch die Wasseraufnahme in die Zelle ermöglicht wird. Vielleicht entsteht ein Teil der Körnchen überhaupt erst durch diese Verdünnung des Zellinhaltes (Ausfallen von Globulinen).

Über die physikalische Natur der Molekularbewegung hat Wiener [5]) sich zuerst ausgesprochen. Er ist der Ansicht, daß die Erscheinung ihren Grund in den beständigen Bewegungen habe, die in den Flüssigkeiten infolge ihrer Molekularstruktur stattfinden. Exner [6]) hat diese Ansicht durch die Beobachtung gestützt, daß die Bewegung durch Wärme beschleunigt wird. In neuerer Zeit hat Einstein [7]) auf Grund mathematischer Deduktionen eine der Brownschen Molekularbewegung entsprechende Bewegung feinster Partikel in Flüssigkeiten postuliert. Über das wirkliche Wesen der Bewegung wissen wir nichts.

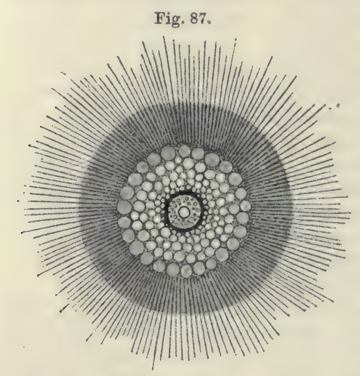
---

[1]) E. Brücke, Sitzungsber. d. Wien. Akad. **45**, Mai 1862. Moleschotts Unters. **9**, 7, 1865. — [2]) v. Recklinghausen, Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **28**, 157, 1863; Arch. f. mikr. Anat. **2**, 137, 1866. N. Lieberkühn, Über Bewegungserscheinungen der Zellen. Marburg u. Leipzig 1870 (hier findet sich die ältere Literatur). — [3]) E. Neumann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1867, S. 31. — [4]) Eigene Beobachtungen. — [5]) Ch. Wiener, Ann. d. Phys. 1863, IV. Reihe, **28** (194), S. 79. — [6]) S. Exner, Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. **56**, 2. Abt., 116, 1867. — [7]) Einstein, Ann. d. Phys., IV. Folge, **19** (324), 371, 1906.

2. Bewegung durch Änderungen des spezifischen Gewichts des Protoplasmas.

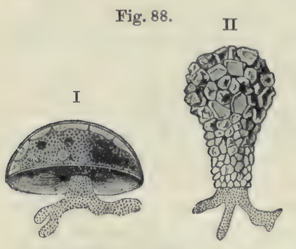
Bestimmungen des spezifischen Gewichts von reinen Protoplasmamassen liegen bisher kaum vor. Man kann aber annehmen, daß das spezifische Gewicht des Protoplasmas nicht viel anders sein wird als das eiweißreicher Organe. Hier haben, um ein Beispiel zu geben, Bestimmungen für Muskeln 1,06, für Nieren 1,05 [1]) ergeben. Es ist auch versucht worden, das spezifische Gewicht einzelliger Organismen, z. B. von Paramaecien, zu bestimmen. Jensen [2]) hat zu diesem Zwecke die Infusorien in Lösungen von Kaliumkarbonat gesetzt und angenommen, daß das spezifische Gewicht der Tiere und der Lösung gleich sei, wenn jene in ihr weder sinken noch steigen. Dabei hat er den Wert von 1,25 erhalten. Diese Zahl ist sehr hoch. Man muß aber bedenken, daß die Methode mancherlei Fehler bedingt. Daher überrascht das Ergebnis nicht. Bei Individuen mit so großer relativer Oberfläche wird vermutlich die Diffusion der Pottasche in die Tiere recht schnell vonstatten gehen, und die Tiere werden so ihr spezifisches Gewicht sehr schnell ändern. Ein zweiter Fehler ist der, daß bei so kleinen Körpern die Senkung in einer Flüssigkeit nicht sehr genau zu beobachten ist. Es ist bekannt, wie fein verteilte Partikel von spezifisch sehr schweren Körpern lange in Wasser schweben können, ohne merklich zu sinken. Wir können also aus diesen Beobachtungen keine Schlüsse auf das wirkliche spezifische Gewicht der Paramaecien ziehen [3]).

Fig. 87.



Thalassicolla nucleata.
In der Mitte der Kern, darauffolgend die Zentralkapsel, die von Pigment umgeben ist. Dann die Vacuolenschicht, darauffolgend eine Gallertzone, durch die die Pseudopodien hindurchgehen. Nach Verworn.

Fig. 88.



I *Arcella vulgaris.* II *Difflugia pyriformis.* Nach Lang.

Von vielen Protoplasmen wissen wir, daß ihr spezifisches Gewicht wechseln kann. Diese Tatsache ist von Engelmann [4]) entdeckt worden. Er beob-

---

[1]) H. Vierordt, Anat., physiolog. u. physikal. Daten u. Tabellen. Jena 1888. — [2]) P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. **54**, 537, 1893. — [3]) Vgl. W. Ostwald, ebenda **94**, 251, 1903. — [4]) Th. W. Engelmann, ebenda **2**, 307, 1869; Zool. Anzeiger **1**, 152, 1878. H. Klebahn, Flora 1895, S. 241. S. Strodtmann, Biol. Zentralbl. **15**, 113, 1895. N. Wille, ebenda **22**, 207, 1902. Analoge Gasbildungen treten in Pflanzenknospen auf, wenn sie sich aus Ruhesprossen entwickeln und vom Boden des Wassers aufsteigen. S. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen **2**, 356, 1893.

achtete an Arcellen und Difflugien (Fig. 88) das Entstehen von Gasblasen im Innern des Protoplasmas. Hierdurch gewinnen die Tiere, die Bewohner des Bodens von Gewässern sind, die Fähigkeit, an die Oberfläche zu steigen und so sind ihnen Veränderungen des Standortes ermöglicht. Die Gasblasen können auch wieder resorbiert werden, dann sinken die Tiere wieder zu Boden. Analoge Veränderungen des spezifischen Gewichts hat Brandt[1]) an Radiolarien näher untersucht, besonders an *Thalassicolla nucleata* (Fig. 87). Diese Wesen vermögen in ihrem Protoplasma, das spezifisch schwerer ist als Meerwasser, Vacuolen zu entwickeln, die spezifisch leichter sind als Meerwasser. Die Differenz der spezifischen Gewichte des Meerwassers und dieser Vacuolen ist so erheblich, daß das ganze Radiolar, wenn die Vacuolen ausgebildet sind, spezifisch leichter als Meerwasser ist und emporsteigt. Reize, z. B. Wellenschlag, bewirken, daß die Vacuolen platzen. Die Tiere sinken dann zu Boden und erheben sich wieder, wenn neue Vacuolen gebildet worden sind.

Über die Natur des von den Arcellen entwickelten Gases hat Engelmann nichts in Erfahrung bringen können, was bei der Kleinheit der Objekte auch nicht zu verwundern ist. Für die Verringerung des spezifischen Gewichtes der Thalassicolla werden osmotische Prozesse verantwortlich gemacht. Verworn[2]) nimmt an, daß durch Zerfall ursprünglich hier vorhandener Stoffe von sehr hohem Molekulargewicht die molekulare Konzentration erhöht werde und hierdurch in die Vacuolen Wasser von außen eintrete. Nach Brandt[3]) sollen Kohlensäureionen die molekulare Konzentration der Vacuolenmasse erhöhen.

B. Aktive Bewegungen.

Ehe wir an eine Darstellung der verschiedenen Formtypen der Protoplasmabewegungen gehen, wird es vorteilhaft sein, eine Nomenklatur einzuführen. Es soll in folgendem nach dem Vorgange zahlreicher Autoren die Bildung von Pseudopodien, sowie die in anologem Sinne erfolgenden Protoplasmabewegungen als Expansion, das Einziehen der Pseudopodien, sowie die in demselben Sinne erfolgenden Bewegungen als Kontraktion bezeichnet werden[4]). Diese Ausdrücke sollen aber nichts präjudizieren über das Wesen der Prozesse. Die folgende Darstellung wird zeigen, daß die verschiedenen Formtypen nur durch die Verschiedenheit des Rahmens bedingt sind, in dem sich die Protoplasmabewegung abspielt. Dafür hat Max Schultze[5]) zuerst den Beweis geliefert.

1. Amöboide Bewegung.

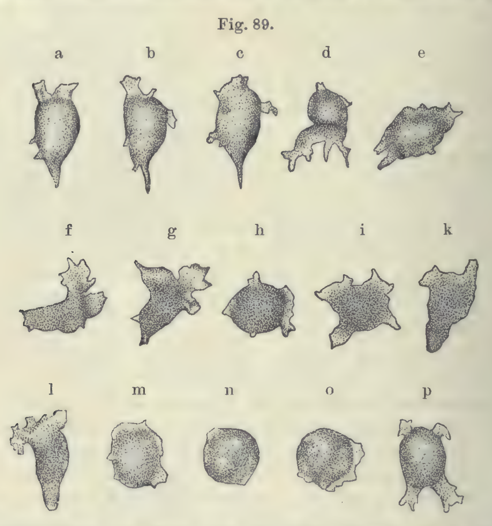
Im Körper der Wirbeltiere kommt die amöboide Bewegung bei den farblosen Elementen des Blutes und der Lymphe vor. Sie ist seit langer Zeit bekannt und häufig der Gegenstand eingehender Studien gewesen. An frischen Fröschen gelingt es leicht, in den farblosen Zellen des Blutes die zierliche Bewegung zu beobachten. Will man das Blut konstant temperierter

---

[1]) K. Brandt, Die Kolonie bildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Berlin 1885. — [2]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 53, 140, 1892. — [3]) K. Brandt, Zool. Jahrb. 9. — [4]) Jensen bezeichnet die Expansionsbewegung als zylindrogen, die Kontraktionsbewegung als sphärogen. Erg. d. Physiol. I, Biophysik 1. — [5]) M. Schultze, D. Protopl. d. Rhiz. u. Pflanzenzellen, 1863.

Tiere untersuchen, so muß man es auf Körpertemperatur halten. Eine Verdünnung des Blutes mit isotonischer Ringerscher Lösung ist notwendig. Im menschlichen Harn enthaltene Eiterkörper zeigen aber die Bewegungen auch bei gewöhnlicher Temperatur. Eine Abbildung von Engelmann [1]) illustriert sehr gut diese Bewegung an einem Leukocyten vom Frosche. Sie besteht in einem Ausstrecken eines oder mehrerer Fortsätze verschiedenartigster Gestalt aus dem Zelleibe. Diese Fortsätze, Pseudopodien genannt, können einer nach dem anderen oder mehrere gleichzeitig ausgestreckt werden. Eine Lokomotion kann zustande kommen, wenn in einen Fortsatz hinein die ganze

Fig. 89.



Ein farbloses Blutkörperchen vom Frosch unter dem Einfluß steigender (bis h) und wieder abnehmender Temperatur. Nach Engelmann.

Masse der Zelle nachfließt. Das geschieht aber nicht immer, der Fortsatz kann auch wieder eingezogen werden. Wenn der Zelleib ein sehr hyalines Aussehen hat, so unterscheiden sich seine Fortsätze optisch nur durch ihre größere Durchsichtigkeit von dem Reste der Zelle. Ist die Zelle stark gekörnt, so sieht man die Körner in den Fortsatz hineinströmen. Eine hyaline Masse leitet zunächst die Fortsatzbildung ein, dann fließen die Körner nach. Ihre Bewegung beginnt zunächst dem hyalinen Fortsatz. Es kommt aber auch vor, daß sich die Körnchen gleich an der Fortsatzbildung beteiligen. Vielfach läuft die Bewegung (z. B. bei *Amoeba limax*, wenn sie im beweglichen Zustande ist) typisch so ab, daß in der Längsachse des Tieres ein Protoplasmastrom im Sinne der Bewegungsrichtung fließt. Dieser Strom teilt sich am Vorderende der Amöbe und fließt an beiden Seiten zurück. In pflanz-

---

[1]) Th. W. Engelmann, Die Protoplasmabewegung. Handb. d. Physiol., herausgegeben von L. Hermann, 1 (1), 343—373, 1879.

lichen Zellen zeigt das Protoplasma im Zellinnern oft ähnliche Bewegungen. Man spricht hier von einer springbrunnenartigen Rotation[1]). Dieses Spiel des Herausgelangens des inneren Protoplasmas an die oberflächliche Zellschicht unter Zurückdrängung der eingelagerten Granula und Durchbrechung des zähen hyalinen Ektoplasmas hat Rhumbler[2]) als Ento-Ektoplasmaprozeß bezeichnet. Pfeffer[3]), der an Myxomyceten seine Beobachtungen machte, spricht von einem Kohäsionswechsel. Ein umgekehrter Prozeß findet beim Einziehen der Pseudopodien statt. Drastischer als an Leukocyten kann man die Bewegung an Amöben beobachten. Wie die Abbildungen zeigen, ist die Richtung, in der die Pseudopodien ausgestreckt werden, oft sehr wechselnd,

Fig. 90.



Amöbe in acht aufeinanderfolgenden Stadien der Bewegung. — Nach Verworn.

sowohl bei dem Leukocyten wie bei der Amöbe (träger Zustand). Hierbei kommt eine eigentliche Lokomotion kaum zustande. Häufig ist die Bewegung aber ausgesprochen gerichtet (beweglicher Zustand). Diese Unterschiede beobachtete bereits Kühne[4]), später Engelmann und Verworn. Beim Übergange aus dem trägen in den beweglichen Zustand wird der Eindruck erweckt, als ob die zuvor zähflüssige Amöbensubstanz dünnflüssig werde (Engelmann). Man vergleiche unten S. 652. Ob etwa eine Änderung des Volumens der Zellen mit dem Ausstrecken der Fortsätze verbunden ist oder ob es sich dabei konstant hält, wissen wir nicht. Über die Druckverhältnisse im Protoplasma bei den Bewegungen suchte Engelmann[5]) sich klar zu werden. Er fand an Arcellen, die Luftblasen enthielten, daß diese Luftblasen beim Einziehen der Pseudopodien kugelig wurden. Ein Kleiner-

[1]) F. E. Schulze, Arch. f. mikr. Anat. 9, 136, 1875. — [2]) L. Rhumbler, Arch. f. Entw.-Mechanik 7, 103, 1898. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. 8, 543, 1898/99. — [3]) W. Pfeffer, Abh. d. math.-physik. Kl. d. Kgl. Sächs. Akad. 16, 187, 1891. — [4]) W. Kühne, Unters. üb. d. Protopl. u. d. Kontraktilit., 1864. — [5]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 2, 307, 1869.

werden konnte er nicht beobachten. Engelmann schließt daher aus seinen Beobachtungen lediglich, daß der Druck beim Einziehen der Pseudopodien auf alle Punkte der Oberfläche der Luftblasen gleich werde.

Außer der geschilderten fließenden Bewegung kommt bei Amöben noch eine rollende vor. Sie ist seltener als jene. Die Pseudopodien „werden nach allen Richtungen frei in das Medium vorgestreckt. Bekommt ein oder bekommen mehrere nach einer Seite frei vorgestreckte Lobopodien das Übergewicht und fallen sie zu Boden, so hat sich die Amöbe ein kleines Stück Weges rollend fortbewegt. Amöben mit dieser Bewegung sind meist kugelig und haften nur sehr lose oder überhaupt nicht auf ihrer Unterlage. Leichtflüssige, sich auf der Unterlage flach ausbreitende Amöben können sich nicht in dieser Weise bewegen.“

„Es kann bei gewissen Amöben vorkommen, daß aus dem Ektoplasma plötzlich ein Endoplasmastrom hervorbricht, um sich nach einer Seite hin auf die Amöbenoberfläche zu ergießen. Die Einlagerungen in diesem vorgeflossenen Endoplasma sind anfänglich in wild wirbelnder Bewegung. Das vorgeflossene Endoplasma bildet nun bald ein neues Ektoplasma, während das überflossene, untergelagerte alte Ektoplasma allmählich in Endoplasma umgewandelt wird“ (eruptive Pseudopodien [1]).

Das sich bewegende Protoplasma hat die Fähigkeit, sich an seiner Unterlage festzuheften und sich von ihr abzulösen. Die Festheftung erfolgt an den in Expansion befindlichen Stellen, die Ablösung an den Stellen der Kontraktion. Über den chemischen Prozeß, der diese Erscheinungen zur Folge hat, haben wir keine nähere Kenntnis. Es wird angenommen, daß die Entstehung einer schleimartigen Masse die Ursache für die Anheftung sei [2]).

Wichtig ist diese Fähigkeit des Protoplasmas für die Ernährung.

Diese ist eng mit der fließenden Bewegung der Amöben verknüpft. „Rhumbler [3]) unterscheidet zwei Arten der Nahrungsaufnahme; die erste, schon längst bekannte, ist die Nahrungsumfließung, die zweite die Nahrungseinziehung oder der Nahrungsimport. Bei der Nahrungsumfließung wird irgend ein Fremdkörperchen, das dabei passiv liegen bleibt, von Lobopodien der gewöhnlichen Art umflossen. Bei einzelnen Amöben geschieht dies nur am nachgezogenen Hinterende des dahinfließenden Körpers. Beim Nahrungsimport wird der Fremdkörper in die Amöbe hineingezogen“, gleichsam eingesaugt, „wobei letztere unter Umständen keine irgendwie hervortretenden Bewegungen macht. Zwischen beiden Formen gibt es selbstverständlich Übergänge. Interessant ist das Vermögen gewisser Amöben, besonders der *Amoeba verrucosa,* Algenfäden, die bedeutend länger als ihr Körper sind, einzuziehen und dabei aufzuknäueln. Rhumbler hat einen Algenfaden von 0,54 mm von einer bloß 0,09 mm großen Amöbe während stundenlanger Arbeit zu einem dichten Knäuel aufrollen sehen. Die Amöbe geht dabei in folgender Weise vor. Sie umfließt etwa einen Oscillariafaden in seiner Mitte, und nun beginnt an beiden Seiten, wo der Oscillariafaden aus der Amöbe hervorragt, je ein Lobopodium vorzutreten, den Algenfaden weiter umfließend. Dann krümmt sich das eine oder das andere Lobopodium zurück und verschmilzt schließlich mit der Hauptmasse des Körpers, wodurch der Oscillariafaden im Innern der Amöbe geknickt wird. Oder

---

[1]) Zit. nach A. Lang, Lehrb. d. vgl. Anat. d. wirbellosen Tiere. Protozoa 1901. — [2]) M. Verworn, Psychophysische Protistenstudien, Jena 1889. Pflügers Arch. 51, 1, 1891. Die Bewegung der lebendigen Substanz, Jena 1892. Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., 1901. F. Le Dantec, Compt. rend. de l'Acad. des sciences 1895, p. 210. P. Jensen, Pflügers Arch. 87, 361, 1901. — [3]) L. Rhumbler, Arch. f. Ent.-Mechanik 7, 103, 1898, zit. nach Lang, a. a. O.

die beiden Lobopodien kontrahieren sich einfach, wodurch der Oscillariafaden von zwei entgegengesetzten Seiten in das Innere der Amöbe hineingezogen wird und sich hier in eine Windung legen muß. Dann fließen wiederum Lobopodien um den frei vorragenden Algenfaden herum vor, biegen sich wiederum zurück oder ziehen sich wiederum zurück, und so geht der Vorgang weiter. Bisweilen bewegt sich bei dem Import die Amöbenoberfläche überhaupt nicht: der Faden dringt, wie aufgesogen, ohne besondere sichtbare Anstrengung der Amöbe in den Amöbenkörper von zwei Enden aus ein."

Über das Schicksal der eingenommenen Nahrung liegt eine Reihe von Untersuchungen vor. Aus der Tatsache, daß Infusorien, wenn sie von Amöben in die Protoplasmamasse aufgenommen sind, sehr schnell ihre Beweglichkeit verlieren, hat man geschlossen, daß zunächst eine Vergiftung der Beute stattfinde. Das Gift soll erst von den Amöben für die Beute gemacht werden, denn die Berührung mit toter Amöbensubstanz schadet den Infusorien nichts. Stellt die aufgenommene Beute einen für die Amöbe verdaulichen Körper dar, so bildet sich um ihn in wenigen Minuten eine Flüssigkeitsausscheidung, um so reichlicher, je mehr er sich anfangs bewegt [1]), das Aufgenommene verliert dann seine scharfen Konturen und ist in wenigen Stunden in einen Haufen körniger Substanz verwandelt. Ist die Nahrung von einer Cellulosehülle umgeben, so wird der Inhalt ausgelaugt, ohne daß die Cellulose dabei angegriffen wird. Bei unverdaulicher Beute verschwindet die Flüssigkeit aus der Ingestionsvacuole sehr bald, bei verdaulichen Stoffen wird der Inhalt sauer. Das Auftreten von Säure ist zuerst von Engelmann [2]) beobachtet, dann von Le Dantec [3]) näher untersucht. Erkannt ist die Säuerung an den Veränderungen von Farbstoffen wie Lackmus, Hämatoxylin u. a. (Engelmann [2]), Le Dantec [3]), Brandt [4]). Im Verlaufe der Verdauung nimmt die saure Reaktion ab, um schließlich alkalisch zu werden (Greenwood [1]), Saunders [5]). Bei manchen Tieren, z. B. bei *Amoeba proteus*, Actinosphaerium (Greenwood), Noctiluca, Euplotes (Metschnikoff [6]) verläuft die ganze Verdauung bei alkalischer Reaktion. In den Digestionsvacuolen von Myxomyceten findet sich in demselben Individuum verschiedene Reaktion in den verschiedenen Vacuolen (Celakovsky [7]). Die Digestionsvacuolen machen bei vielen Formen Wanderungen in dem Protoplasma durch. Verdauung von Eiweiß ist allen Tieren möglich, dagegen ist die Stärkeverdauung nur in beschränktem Maße möglich. Die Stärke muß gequollen sein, wenn sie angegriffen werden soll; sie wird bei einigen Formen nur bis zum Dextrin abgebaut, andere verdauen sie nur, wenn ihnen eiweißreiche Nahrung fehlt. Fettverdauung ist bei Einzelligen bislang nicht beobachtet. Man vergleiche auch die systematischen Untersuchungen von Jensen [8]).

Von Mitteln, deren sich der Organismus zur Verdauung bedient, ist die Bildung von Säure bereits erwähnt worden. Ein peptisches Enzym fand Krukenberg [9]) bei Myxomyceten, eine in der Gartenerde lebende Amöbe enthält nach Mouton [10]) ein tryptisches Enzym.

In die Verdauung der Einzelligen hat Hemmeter [11]) einen neuen Gesichtspunkt durch die Beobachtung gebracht, daß sterile Nahrung schnell ohne Bildung von Digestionsvacuolen verdaut wird, mit Bakterien infizierte dagegen unter reichlicher Vacuolenbildung. Er schließt daraus, daß die mit der Bildung von Vacuolenflüssigkeit erfolgende Säurebildung nur den Zweck habe, die Nahrung zu desinfizieren und so die Lebewesen vor Infektion zu schützen. Analoge Wirkungen kommen ja auch dem menschlichen Magensafte zu.

---

[1]) Greenwood, Journ. of Physiol. 7, 253, 1886; 8, 263, 1887. — [2]) Th. W. Engelmann, Handb. d. Physiol. 1879. — [3]) Le Dantec, Ann. de l'Inst. Pasteur 4, 276, 1890; 5, 163, 1891. — [4]) Brandt, Biol. Zentralbl. 1, 202, 1881. — [5]) Greenwood, Philos. Transact. 185 (1894); Greenwood u. Saunders, Journ. of Physiol. 16, 441, 1894. — [6]) Metschnikoff, Ann. de l'Inst. Pasteur 25 (1889). — [7]) L. Celakovsky, Flora; Ergänz.-Bd. 1892, S. 242. — [8]) Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 62, 172, 1895. — [9]) Krukenberg, Unters. a. d. physiol. Inst. Heidelberg 2, 273, 1878. — [10]) Mouton, Compt. rend. 133, 244, 1901; Compt. rend. de la soc. de biol. 53, 801, 1901. — [11]) Hemmeter, Americ. Nature 30, 619, 1896.

Über das schließliche Schicksal der Nährstoffe liegen verschiedene Annahmen vor. Rhumbler und Griffiths geben an, die sogenannten Exkretkörner Bütschlis bestünden aus Harnsäure, während Schewiakoff das auf das bestimmteste bestreitet. Der Beweis sollte von beiden Autoren durch die Murexidprobe geführt werden. Nach Schewiakoff, bei dem diese Probe negativ ausfiel, bestehen die Körner vermutlich aus phosphorsaurem Kalk. Über den Mechanismus der Entleerung herrscht ebenfalls verschiedene Meinung. Nach Rhumbler werden die Körner durch die pulsierende Vacuole ausgestoßen. Nach Bütschli ist das nicht richtig. Schewiakoff hat beobachtet, daß die Exkretkörner schließlich wieder in Lösung gehen. Er vermutet, daß die gelösten Stoffe durch die Vacuolen ausgestoßen werden.

So verläuft die normale Ernährung der Amöben. Über die der Leukocyten wissen wir nichts. Wir wissen aber, daß sie in überlebendem Zustande befähigt sind, Fremdkörper sowohl im Körper selbst, als auch außerhalb desselben in sich aufzunehmen. Die Aufnahme erfolgt nach dem Vorbilde der Nahrungsumfließung. Von großer Wichtigkeit ist diese Fähigkeit der Leukocyten für die Vernichtung von Bakterien, die in die Blutbahn gelangen. Wie Metschnikoff[1]) an der Hand sehr gründlicher Studien gezeigt hat, werden pathogene Bakterien von Leukocyten aufgenommen und von ihnen vollkommen zerstört. Auch auf Fremdkörper jeglicher Art erstreckt sich diese Aufnahmefähigkeit der Leukocyten. So hat man sie wohl verglichen mit den Organen der Polizei eines Staates, die dem Schutze desselben zu dienen haben.

Außer der Aufnahme fester Körper haben die Leukocyten vermutlich auch die Fähigkeit, flüssige Stoffe in sich zu verarbeiten, und so die Fähigkeit, den Organismus vor chemischen Schädigungen zu schützen. Zu dieser Aufgabe werden sie vielleicht befähigt durch ein Heer von Fermenten, das sich in ihrem kleinen Leibe findet. Infolge ihrer Beweglichkeit wandern sie im Körper zu Stellen, wo schädliche Stoffe sich befinden, oder wo es nötig ist, wie z. B. bei der Rückbildung von Larvenorganen, Stoffe abzuführen. Man hat sie daher auch wohl Wanderzellen und Phagocyten genannt. Auf diese außerordentlich interessanten Verhältnisse kann an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden.

Noch großartiger als bei den Amöben ist die Erscheinung der amöboiden Bewegung bei den Myxomyceten. De Bary[2]) gibt eine sehr anschauliche Schilderung dieser Bewegungen, die wir in Engelmanns[3]) kürzender Beschreibung wiedergeben:

„Sie sind von zweierlei Art. Erstlich sieht man an jedem einigermaßen durchsichtigen Plasmodium einen großen Teil der Körner in lebhafter Strömung begriffen. In jedem der fadenförmigen Äste geht immer nur ein Strom der Länge des Astes nach, und zwar in der axialen Schicht; an den Verzweigungsstellen teilt sich derselbe häufig den Zweigen entsprechend, oder die (Ströme) der letzteren fließen alle in den Hauptstrom ein; nicht selten setzt sich aber auch die Strömung nur in einen Seitenzweig fort, während in anderen entgegengesetzte oder keine Bewegung herrscht. In den glatten hautartigen Ausbreitungen laufen meistens zahlreiche verzweigte Ströme, entweder nach der gleichen oder nach verschiedenen Richtungen, und nicht selten gehen entgegengesetzte Strömungen dicht nebeneinander her.

„Die peripherische Substanz, inmitten welcher die Körnerströme laufen, zeigt eine von diesen großenteils anscheinend unabhängige Bewegung, welche in einer langsam fließenden oder undulierenden Umrißänderung und wechselndem Austreiben und Wiedereinziehen kleiner Zweiglein und Fortsätze

---

[1]) E. Metschnikoff, Arbeit. d. zool. Inst. Wien 5, 2, 1884; Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 96 (1884); 97 (1884); 107 (1887); 109 (1887); Leçons sur la pathol. comparée de l'inflammation, 1892. — [2]) A. de Bary, Die Mycetozoen, 1864. — [3]) Th. W. Engelmann, Hermanns Handbuch I, 1, 343, 1879.

besteht ... Die Körner sind bei allen diesen Bewegungen oft ganz unbeteiligt; oft treten sie aber auch in größerer oder geringerer Zahl in die kleinen Tentakelzweige ein ... Die Lebhaftigkeit der peripherischen Bewegungen ist sehr verschieden, oft bemerkt man auch bei anhaltender Beobachtung nur sehr unbedeutende Umrißänderungen, und insonderheit sehen die flachen Ausbreitungen oft aus wie eine vollkommen ruhende, von bewegungslosen Körnchen durchsäte Platte, welche von den Strömen durchzogen wird..

„Ganz besonders in dem letzteren Falle hat es oft den Anschein, als sei das Plasmodium aus zweierlei ganz verschiedenen Substanzen zusammengesetzt, einer strömenden körnerreichen Flüssigkeit und einer zähen, langsam fließenden, und als bewegte sich jene innerhalb der letzteren in besonderen festwandigen Kanälen. Allein man sieht nicht selten an durchsichtigen Plasmodiumteilen neue Strömchen entstehen, indem die Körner eines ruhenden Stückes sich plötzlich gegen einen Hauptstrom hin in Bewegung setzen und andere aufhören und vollständig alle Eigenschaften der strömungsfreien Partien annehmen. Die ruhenden Körner am Rande eines stärkeren Stromes können plötzlich in eine dem Strome folgende Bewegung geraten, und jede scharfe Grenze zwischen strömendem und ruhendem Teile verschwindet.

„Beobachtet man Ströme, welche aus Zweigenden zurücklaufen, so fallen zweierlei Erscheinungen auf. Entweder werden die Enden stark eingezogen, befinden sich unverkennbar in einem Zustande energischer Kontraktion, und die Strömung ist den Enden zunächst am lebhaftesten und nimmt in zentrifugaler Richtung (nach dem Ziele zu) an Schnelligkeit ab. Oder die Enden, aus denen der Strom zurückläuft, sinken langsam zusammen, und die Geschwindigkeit des Stromes nimmt in zentrifugaler Richtung stetig zu.

„Wo ein lebhafter Strom in die Zweigenden geht und diese rapid anschwellen und neue Zweige treiben läßt, sieht es aus, als werde die Körpermasse mit Gewalt in die Enden eingepreßt. Sucht man nach dem Sitze der treibenden Kraft, indem man den Strom gegen seine Ursprungsstelle verfolgt, so findet man gerade in den exquisiten Fällen nirgends eine Umrißänderung, welche eine der Stromstärke irgend entsprechende Kontraktion der Teile, von denen der Strom herkommt, anzeigt; dagegen ist es meist sehr deutlich, daß die in den Zweigenden laufenden Ströme in zentrifugaler Richtung an Geschwindigkeit zunehmen."

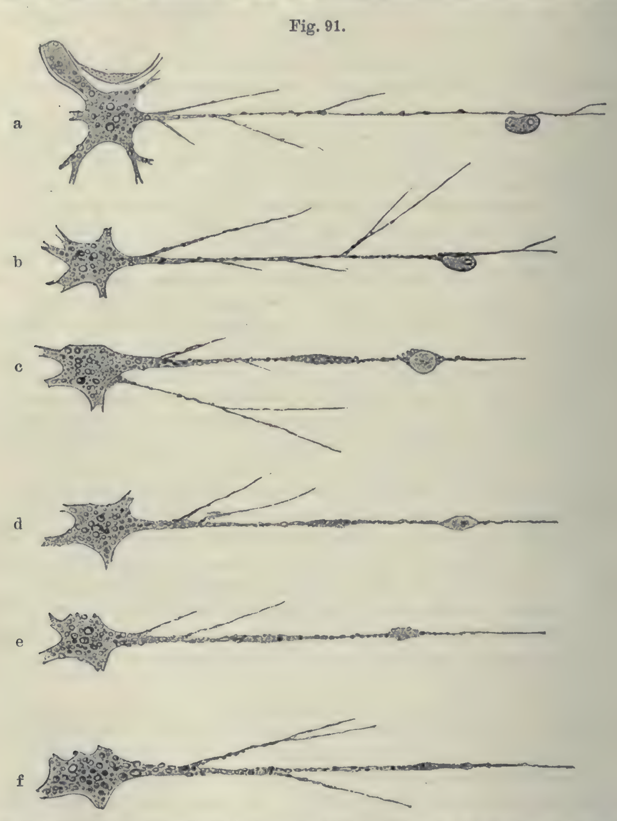
Nach Hofmeisters[1]) Beobachtungen beginnt die Körnerströmung der Myxomyceten an ihrem Ziele und greift rückwärts um sich. Dasselbe kommt bei den übrigen amöboiden Bewegungen vor.

Eine neue Form der amöboiden Protoplasmabewegung ist die sogenannte Fädchen- oder Körnchenströmung. Sie findet sich bei Rhizopoden, Heliozoen und Radiolarien. Bei diesen Tieren entsendet das Protoplasma Fortsätze verschiedenster Gestalt von kurzen, dicken bis zu ganz langen, fadenförmigen; auch Kombinationen beider kommen vor, dicke Pseudopodien mit aufgesetzten langen, lange Pseudopodien, die untereinander verschmolzen sind (sogenannte Schwimmhautbildung). Auf diesen Fortsätzen sieht man feine Körnchen strömen (vgl. Fig. 91). Das Spiel dieser Bewegung schildert Max Schultze[2]) wie folgt:

[1]) W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867. — [2]) M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen, 1863.

„Es ist ein Gleiten, ein Fließen der in die Fadensubstanz eingebetteten Körnchen. Mit größerer oder geringerer Schnelligkeit ziehen sie in dem Faden entweder dem peripherischen Ende desselben zu oder in der umgekehrten Richtung, oft sogar selbst an den dünnsten Fäden in beiden Richtungen zugleich. Körnchen, die sich begegnen, ziehen entweder einfach

Fig. 91.



Ein lang ausgestrecktes Pseudopodium von Lieberkühnia, auf dem sich ein Infusorium gefangen hat. a bis f Verdauung dieses Infusoriums. — Nach Verworn.

aneinander vorbei oder bewegen sich umeinander, bis nach einer kleinen Pause beide ihre ursprüngliche Richtung fortsetzen oder eins das andere mit sich nimmt. Wie auf einer breiten Straße die Spaziergänger, so wimmeln an einem breiteren Faden die Körnchen durcheinander, wenn auch manchmal stockend und zitternd, doch immer eine bestimmte, der Längsrichtung des Fadens entsprechende Richtung verfolgend. Oft stehen sie mitten in ihrem

Laufe still und kehren dann um, die meisten jedoch gelangen bis zum äußersten Ende der Fäden und wechseln hier erst ihre Richtung. Nicht alle Körnchen eines Fadens bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit, so daß oft eins das andere überholt, ein schnelleres das langsamere zu größerer Eile treibt oder an dem langsameren in seiner Bewegung stockt. Wo mehrere Fäden zusammenstoßen, sieht man die Körnchen von einem auf den anderen übergehen. An solchen Stellen befinden sich oft breitere Platten, welche aus einer stärkeren Anhäufung der Fadensubstanz hervorgegangen sind und aus welchen dann wie selbständige Fortsätze weitere Fäden sich entwickeln, oder in welche bereits bestehende mit eingeschmolzen werden. Viele Körnchen laufen offenbar ganz an der äußersten Oberfläche der Fäden, über welche man sie deutlich hervorragen sieht. Vielleicht haben alle diese oberflächliche Lage. Außer den kleinen Körnchen sieht man oft größere Substanzklümpchen wie spindelförmige Anschwellungen oder seitliche Auftreibungen eines Fadens in ähnlicher Bewegung wie die Körnchen. Selbst fremde Körper, welche der Fadensubstanz anhaften und in sie aufgenommen werden, schließen sich dieser Bewegung an."

Sehr schön kann man diese Körnchenströmung beobachten, wenn man den Tieren fein gepulverten Karmin als Nahrung darbietet. Sie nehmen dann sehr reichliche Mengen von diesen Körnchen auf, wie zuerst Häckel[1]) beobachtete, und in dem farblosen Protoplasma sieht man die Strömung an den leuchtend roten Karminkörnchen. Nach Beobachtungen von Verworn[2]) werden hyaline Pseudopodien, wenn sie eingezogen werden, feinwabig strukturiert. Wie man sieht, ist die geschilderte Form der Bewegung der amöboiden so verwandt, daß eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist.

Die Nahrungsaufnahme dieser Tiere geschieht durch die Pseudopodien[3]). Wie erwähnt, bleiben Nahrungspartikel an ihnen kleben und werden durch die Protoplasmaströmung der Fortsätze dem Protoplasmakörper zugeführt, wo die Verdauung analog wie bei den Amöben erfolgt. Die Verdauung beginnt oft bereits in den Pseudopodien. Siehe Fig. 91. Manche Radiolarien beherbergen in sich einzellige Algen. Diese sollen die vom Tiere produzierte Kohlensäure zur Stärkebildung benutzen, und diese Stärke soll den Tieren zur Nahrung dienen.

2. Gleit- oder Glitschbewegung.

Diese Form der Bewegung findet man bei Diatomeen, Oscillarien und Desmidiaceen. Die Bewegungen der Diatomeen und Oscillarien erfolgen ohne merkliche Veränderungen der Körperform. Gewöhnlich liegt eine Längsseite des Individuums der Fläche an, auf der es sich bewegt. In der Richtung der Längsachse erfolgt die Bewegung. Die Richtung wechselt sehr häufig, und zwar so, daß abwechselnd das eine und das andere Leibesende vorangeht. Nichtsdestoweniger entfernen sich die Organismen von ihrem Ausgangspunkte, da sie krummlinige Wege machen. Manche Formen können sich vom Boden aufrichten und mit dem einen Körperende haftend unter Drehung um die Längsachse sich fortbewegen[4]).

---

[1]) E. Häckel, Die Radiolarien, 1862. Hier findet sich die ältere Literatur. — [2]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. **63**, 253, 1896. — [3]) Systematische Untersuchungen s. bei P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. **87**, 361, 1901. — [4]) Nägeli, Beitr. z. wiss. Botanik **2**, 89, 1860. Correns, Ber. d. botan. Ges. 1897, S. 141. Kolkwitz, ebenda S. 460. Borscow, Die Süßwasserbacillariaceen des südwestlichen Rußland, 1873.

Die bewegende Kraft liegt an der Oberfläche. Sie wird bei Diatomeen durch die Strömung einer klebrigen Masse erzeugt, deren Existenz durch die Bewegung kleiner Partikel nachweisbar ist, die zufällig an der freien Oberfläche haften. Diese Körnchen bewegen sich ebenfalls und zwar in umgekehrter Richtung wie das ganze Tier [1]). Bei Oscillarien bewegen sich solche Partikel in Schraubenlinien. Ein Teil der Forscher nahm an, die Bewegung geschehe durch einseitiges Hervorstoßen von Wasser (Nägeli, v. Siebold u. a. [2]), während M. Schultze [3]), Pfitzer [4]) und Engelmann [5]) die Bewegung durch Austritt von Protoplasmamasse erzeugt wissen wollen. Diese Ansicht ist richtig, wie das in neuerer Zeit durch eingehende Untersuchungen besonders von O. Müller [6]) bewiesen ist. Die Bewegung der Oscillarien ist nicht so gründlich aufgeklärt; die der Desmidiaceen geschieht durch Ausscheidung einer Schleimmasse, deren Vermehrung das Tier bewegt [7]).

3. Rotation und Zirkulation.

Auch im Innern von Zellen, die durch eine Membran abgeschlossen sind, findet man Bewegungen des Protoplasmas. Das kommt bei Pflanzen, aber auch bei Protozoen vor. Man hat im wesentlichen zwei Typen zu unterscheiden, zwischen denen aber vielfach Übergänge vorkommen, Rotation und Zirkulation.

Die Rotationsbewegung findet sich in den Zellen der Characeen, in den Wurzelhaaren von *Hydrocharis morsus ranae*, den Blattzellen von *Vallisneria spiralis* u. a. In der Tierreihe ist die rotatorische Bewegung des Endoplasmas von Paramaecien, Vorticellinen [8]) u. a. zu nennen. Die Bewegung besteht in einer Rotation des wandständigen Protoplasmas und seiner Einschlüsse. Das Protoplasma bildet ein kontinuierliches Band an den Begrenzungen der Zelle. Die Bewegung erfolgt parallel den Zellwänden stets in dem gleichen Sinne und mit ziemlich gleichförmiger Geschwindigkeit. Die unmittelbar der Zellwand anliegende Protoplasmaschicht beteiligt sich nicht an der Bewegung.

Die Zirkulationsbewegung findet man besonders anschaulich in den Zellen der haarförmigen Pflanzengebilde, z. B. in den Staubfäden von *Tradescantia*. Bei Tieren findet sie sich z. B. bei den Noctilucen. Wie Max Schultze beschreibt, gehen bei Tradescantia „von der den Kern umhüllenden Protoplasmaschicht mehrere dickere und dünnere Fäden aus, nach verschiedenen Richtungen die Zelle durchsetzend, auch öfter der Zellenwand dicht anliegend. Sie bestehen deutlich aus einer Grundsubstanz und eingebetteten, stark lichtbrechenden Körnchen. Letztere laufen im Innern oder wie auf der Oberfläche der Fäden hin, entweder nur nach einer Richtung oder, wie nicht selten gesehen werden kann, nach entgegengesetzten

---

[1]) v. Siebold, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1, 284, 1849. — [2]) Nägeli, Gattungen einzelliger Algen, 1849. — [3]) M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizop. u. Pflanzenz., 1863. — [4]) Pfitzer, Hansteins bot. Abh. 1. — [5]) Th. W. Engelmann, Bot. Ztg. 1879, S. 54. — [6]) O. Müller, Ber. d. bot. Ges. 1894, S. 143; 1897, S. 70; 1899, S. 445; 1900, S. 481; 1901, S. 195. In diesen Arbeiten findet man die Literatur. — [7]) Klebs, Biol. Zentralbl. 5, 353, 1885. — [8]) F. Schaudinn, Zeitschr. f. wiss. Zool. 59, 191, 1895. K. Brandt, Mitt. d. Vereins schlesw.-holst. Ärzte 1890, S. 12. A. Pütter, zit. n. Verworn, Allgem. Physiol. 1901, S. 86. M. Schultze, Das Protopl. d. Rhizop. u. Pflanzenzellen, 1863.

Richtungen zugleich an einem und demselben Faden. An den breitesten ist die doppelte Strömungsrichtung fast konstant, sie kommt aber auch an den feinsten, kaum noch erkennbaren Fäden vor. Begegnen sich Körnchen, so gehen sie meist ungestört aneinander vorbei, oder es kommt vor, daß die einen die anderen mit zurücknehmen, ein Beweis, daß nicht zwei getrennte Fäden die Ursache der doppelten Stromesrichtung waren. An demselben Faden überholen einzelne in schnellem Laufe andere langsamere und können dann, wie ich einmal sah, zurücklaufend gemeinschaftlich umkehren. Die Fäden teilen sich öfter gabelig, und ein Körnchen, an die Teilungsstelle gelangt, stockt, ehe es sich dem einen oder anderen Wege anvertraut. Die Gestalt und Richtung der Fäden ist aber fortwährendem Wechsel unterworfen. Die gabelige Teilung z. B. rückt von der Basis des Fadens am Zellenkern dem anderen an der inneren Oberfläche der Zellenwand sich befindenden Ende entgegen. Oder es bildet sich aus der gabeligen Teilung eine Brücke zu einem nebenan liegenden Faden, indem der eine Teilast mit diesem verschmilzt. Die Brücke läuft dann abwärts oder aufwärts zwischen beiden Fäden hin, verkürzt sich, indem letztere sich einander nähern, endlich verschmelzen sie vollständig miteinander zu einem einzigen, so daß jetzt ein breiter Strom fließt, wo vorher einzelne Fäden waren."

4. Kontraktionsbewegungen des Protoplasmas zur Entleerung pulsierender Vacuolen.

In vielen einzelligen Organismen entstehen periodisch kleine Flüssigkeitsansammlungen, die sich vergrößern, oft aus mehreren zu einer verschmelzend, und sich nach außen oder in seltenen Fällen ins Protoplasma entleeren. Man nennt sie pulsierende Vacuolen. Sie finden sich bei fast allen Protozoen des süßen Wassers, fehlen vielen marinen und fast allen parasitierenden. In Leukocyten des Salamanders hat Klemensiewicz ihre Entstehung nach Infektion mit Cholerakeimen ebenfalls beobachtet. Sie kommen entweder einzeln oder zu mehreren in den Organismen vor und haben bei den meisten eine ganz bestimmte Lage. Es gibt Vacuolen, deren Entleerung durch einen ganz besonderen Ausführungsgang geschieht, und solche, deren Inhalt das Protoplasma durchbrechen muß, um nach außen zu gelangen. Die Mechanik der Entleerung geschieht, wie man annimmt, durch eine Kontraktion des Protoplasmas der Vacuolenwand. Die Vacuolen sollen Exkretionsprozessen dienen, indem sie die gelösten Endprodukte des Stoffwechsels, unter ihnen auch Kohlensäure, ausscheiden. Die Leistung der Vacuolen ist beträchtlich: bei Paramaecien wird auf diese Weise eine Wassermasse, die gleich dem Volumen des ganzen Paramaeciums ist, in nur 26 Minuten entleert.

Diese kurzen Notizen müssen hier genügen; nähere Angaben findet man bei Lang, Handbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (Protozoa), 1901, und bei Pfeffer, Handbuch der Pflanzenphysiologie 2 (1904).

III. Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung.

Zur Orientierung über die Geschwindigkeiten der Protoplasmabewegungen diene die folgende Tabelle. Ihre Daten beziehen sich bei denjenigen Organismen, die mit der Fähigkeit sich fortzubewegen begabt sind, auf die

Geschwindigkeit der Lokomotion; bei den Zellen, in denen das Protoplasma innerhalb einer Zellhaut strömt oder bei denen es auf langen Pseudopodien Fädchenströmung zeigt, ist unter Geschwindigkeit die Geschwindigkeit der Körnchen gemeint. In der Tabelle sind die Formen, bei denen es sich um lokomotorische Geschwindigkeiten handelt, mit einem * versehen.

		mm p. Sek.	
* Amöben	gew. Temp.	0,007—0,015	Schultze[1])
* „	„	0,008	Engelmann[2])
* *Amoeba verrucosa*	„	0,005	Rhumbler[3])
* „ *striata*	„	0,010	„
* „ *limax*	„	0,010	„
* „ *geminata*	„	0,015—0,030	„
Miliola	„	0,020	Schultze[1])
Orbitolites	„	0,005—0,020	Verworn[4])
* Calcituba	„	0,002	Schaudinn[5])
Urtica	„	0,003	v. Mohl[6])
„	35°	0,009	„
Tradescantia	gew. Temp.	0,004—0,005	„
„	erwärmt	0,008—0,010	„
Vallisneria	gew. Temp.	0,0045	„
„	erwärmt	0,015	„
Chara	gew. Temp.	0,025	Schultze[1])
„	erwärmt	0,04	„
Urtica	gew. Temp.	0,004—0,005	„
Didymium serpula	„	0,007	Hofmeister[7])
Stemonitis fusca	„	0,003	„
* Diatomeen u. Oscillarien	„	0,04	Engelmann[2])
* „	„	0,007—0,17	O. Müller[8])
* Oscillarien	„	0,004	Correns[9])

Die Geschwindigkeiten sind, wie die Tabelle zeigt, sehr gering, in maximo 2,4 mm, in minimo 0,12 mm pro Minute.

IV. Kraft der Protoplasmabewegung.

Über die Kraftentwickelung durch Protoplasmabewegung haben wir bis jetzt nur Vermutungen. Engelmann[10]) nimmt an, daß die Leukocyten beträchtliche Kraft entwickeln müssen, da sie Bindegewebslamellen auseinander zu drängen vermögen. Jensen[11]) hält diese Annahme nicht für berechtigt, weil der Beweis für die Dislokation der Lamellen durch die Leukocyten nicht

[1]) M. Schultze, Das Protopl. d. Rhizop. u. Pflanz. 1863. — [2]) Engelmann, Hermanns Handb. d. Physiol. 1 (1), 343, 1879. — [3]) Zit. n. Lang, Lehrb. d. vergl. Anat. 2 (Protozoa), 1901. — [4]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 51, 1, 1891. — [5]) Schaudinn, Zeitschr. f. wiss. Zool. 59, 191, 1895. — [6]) v. Mohl, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 4, S. 184. — [7]) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867. — [8]) O. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1897. — [9]) Correns, Ebenda 1897, S. 141. — [10]) Th. W. Engelmann, Handb. d. Physiol. 1 (1), 1879. — [11]) P. Jensen, Ergebn. d. Physiol. 1902. Biophysik 1.

erbracht sei. Er selber hat versucht, die untere Grenze der Kraft von Pseudopodien des *Orbitolites complanatus* zu bestimmen. Das Tier bewegte sich an einer Wand aufwärts, wobei es scheinbar von seinen Pseudopodien emporgetragen wurde. Jensen[1]) nimmt an, daß die Pseudopodien das Gewicht der Kalkschale des Orbitolites im Wasser getragen hätten. Dieses Gewicht (bestimmt im Wasser) findet er gleich 0,01 g, den Querschnitt der Pseudopodien, die es tragen, schätzt er gleich $6 \cdot 10^{-4}$ qmm. Daraus würde sich ergeben, daß 1 qmm Pseudopodiensubstanz 17 g zu tragen vermag. Vorausgesetzt ist dabei, daß das Gewicht des ganzen Orbitolites, d. i. Kalkschale plus Tier, in Wasser mindestens gleich dem der Kalkschale sei. Diese Voraussetzung muß aber erst geprüft werden, denn es können im Orbitolites Protoplasmamassen sein, die ein sehr geringes spezifisches Gewicht haben. Wie wir gesehen haben, kommt das bei Sarcodinen vielfach vor. Endlich liegt noch eine Prüfung der Zugfestigkeit von Myxomycetenprotoplasma an *Chondrioderma difforme* vor. Pfeffer[2]) fand, daß ein Pseudopodium von 1 qmm Querschnitt noch nicht 1 g tragen kann, ohne zu zerreißen.

Das Versuchsmaterial ist, wie man sieht, sehr gering.

V. Die äußeren Bedingungen für das Bestehen der Protoplasmabewegungen.

1. Physikalische Bedingungen.

a) Temperatur.

Die Bewegungen des Protoplasmas sind an einen bestimmten Temperaturbereich gebunden. Die Temperatur, bei der die Bewegungen beginnen, liegt meistens nahe 0°, die obere Temperaturgrenze um 40° C herum. Das Protoplasma ist jedoch imstande, noch sehr viel höhere Wärmegrade zu ertragen. Ehrenberg[3]) hat einen Befund mitgeteilt, der zur Zeit der Entdeckung viel Aufsehen erregte. Er fand auf Ischia in Quellen, deren Temperatur 81 bis 85° betrug, eingenistet in filzartige Anhäufungen von Eunotien und Oscillarien vier verschiedene Arten lebender Rädertierchen. Hoppe-Seyler[4]) hat Ehrenbergs Angaben kontrolliert. Er fand auf Ischia noch bei 53° lebende Algen. Später haben dann Cohn[5]) bei 53,7° in Karlsbader Thermen, Weed[6]) bei 85° in den heißen Quellen des Yellowstone-Parkes, Brewer[7]) in Kalifornien noch bei 90 bis 93°, ja Wyman[8]) sogar bei 98° lebende Protoplasmen gefunden. Noch sehr wesentlich höhere Temperaturen bis zu 150° können Bakterien und ihre Fortpflanzungsstoffe in trockenem Zustande ertragen. Uns erscheint heute diese Fähigkeit der Organismen nicht mehr merkwürdig, seit wir wissen, daß die Gerinnungstemperaturen von Eiweißlösungen sehr wesentlich abhängig sind von dem Gehalt an Eiweiß. Die Gerinnungstemperatur einer wässerigen

---

[1]) P. Jensen. Arch. f. d. ges. Physiol. **80**, 176, 1900. — [2]) W. Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen. Abh. d. math.-physik. Kl. d. Sächs. Akad. **16**, 187, 1891. — [3]) Ehrenberg, Monatsber. d. Akad. Berlin 1859, S. 493. — [4]) F. Hoppe-Seyler, Arch. f. d. ges. Physiol. **11**, 113, 1875. — [5]) F. Cohn, Flora 1862, S. 328. — [6]) Weed, Bot. Jahrb. **44**, 400, 1890. — [7]) W. H. Brewer, Amer. Journ. of Science **41**, 391, 1866. — [8]) J. Wyman, ebenda **44**, 152, 1867; siehe auch P. Broca, Mém. de la soc. de biol. **2** (3), 44, 1861.

Lösung von Ovalbumin ist 56°; enthält sie 25 Proz. Wasser, 74 bis 80°, bei 18 Proz. Wasser 80 bis 91°, bei 6 Proz. 145°. Ist das Eiweiß frei von Wasser, so koaguliert es erst bei 160 bis 170° (Lewith [1]).

Außerdem wissen wir, daß das Protoplasma langsam an höhere Temperaturgrade gewöhnt werden kann. Das zeigen Versuche von Mendelsohn [2]). Er hat gefunden, daß Paramaecien, die unter normalen Verhältnissen im Wasser sich nach Orten begeben, die auf 24 bis 28° temperiert sind, diese Eigenschaft verlieren, wenn sie vor dem Versuch bei 36 bis 38° gehalten waren. In diesem Falle begeben sie sich zu Stellen, die 30 bis 32° warm sind. Hieraus geht hervor, daß der Temperaturbereich, den die Tiere bevorzugen, durch Gewöhnung an hohe Temperaturen erhöht worden ist. Dallinger [3]) ist es gelungen, durch langsame Steigerung der Temperatur Protozoen, die gewöhnlich bei 60° absterben, dauernd bei 70° am Leben zu erhalten.

Wir haben den Schlüssel für die Beobachtungen, wenn wir annehmen, daß die Gewöhnung in einer Wasserabgabe des Protoplasmas besteht (Davenport [4]).

Im allgemeinen nimmt die Protoplasmabewegung mit steigender Temperatur an Lebhaftigkeit zu bis zu einer oberen Grenze. Bleibt diese Grenztemperatur bestehen, so wird die Bewegung zunächst langsamer und erlischt nach einer Weile. Dieser Zustand ist nur zu beseitigen, wenn man das Protoplasma wieder abkühlt. So leben Amöben wieder auf, wenn sie eine Minute bei 35° gehalten werden, aber nicht nach fünf Minuten langer Erwärmung auf diese Temperatur (Kühne [5]).

Bemerkenswert ist, daß Anwendung von narkotischen Mitteln (Äther in $^1/_4$ prozentiger wässeriger Lösung) hohe Temperaturen weniger gefährlich macht. In Vallisneriazellen sah Josing [6]) bei 45° nach zwei Minuten Stillstand der Strömung, beim ätherisierten Präparat aber erst nach 20 Minuten.

Engelmann [7]) hat eine Tabelle zusammengestellt, in der unter der Bezeichnung „Maximum" die Temperaturen angegeben sind, bei denen die Protoplasmabewegung noch dauernd erhalten bleibt. Unter der Bezeichnung „Ultramaximum" steht die Temperatur, bei der die Bewegung momentan unter Trübung und Schrumpfung der Zelle erlischt. Diese Tabelle sei hier wiedergegeben (s. folg. S.). Sie ist durch die Rubrik „Minimum" erweitert. Hier sind die tiefsten Temperaturen angegeben, bei denen die Protoplasmabewegung noch Bestand hatte.

Die Ursache des Todes bei dauernder Erwärmung über das Temperaturmaximum oder bei plötzlicher auf das Ultramaximum liegt in einer Gerinnung der eiweißartigen Substanzen des Protoplasmas. Amöben stellen nach erfolgtem Wärmetode eine kugelförmige, scharf und doppelt konturierte Blase dar, welche einen großen trüben, in durchfallendem Lichte bräunlich aussehenden Klumpen einschließt, der den kugeligen Raum zu etwa drei Viertel

---

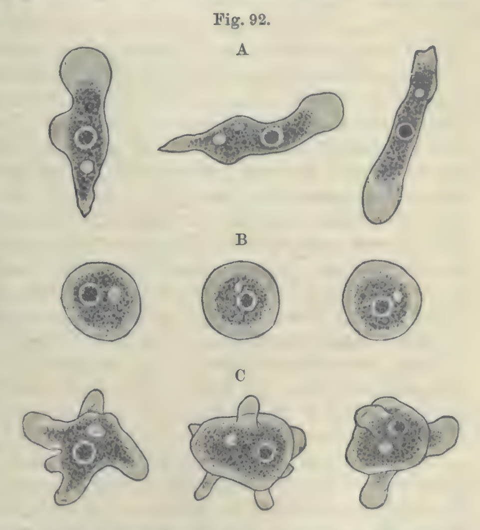
[1]) S. Lewith, Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. 26, 351, 1890. — [2]) M. Mendelsohn, Arch. f. d. ges. Physiol. 60, 1, 1895. — [3]) W. H. Dallinger, Journ. Royal Micr. Soc. 1887, p. 185. — [4]) Davenport u. Castle, Arch. f. Entw.-Mechanik 2, 227, 1896. — [5]) W. Kühne, Untersuch. üb. d. Prot. u. d. Kontr., 1864. — ([6] Josing, Jahrb. f. wiss. Botanik 36, 217, 1901. — [7]) Th. W. Engelmann, Handb. d. Physiol. I, 1 (1879).

	Minimum	Maximum	Ultramaximum
Didymium serpula [1])	—	30°	35°
Aethalium septicum [1])	—	39°	40°
Actinosphaer. Eichhornii [2])	—	38°	43°
Miliola [2])	—	38°	45 bis 48°
Urtica urens [2])	—	44°	47 bis 48°
Tradescantia virginica [2])	—	46°	47 bis 48°
Vallisneria spiralis [2]) [3])	—	40°	47 bis 48°
Nitella syncarpa [4])	—	37°	—
Chara flexilis [5])	—1° bis —2°	—	45°
			Optimum
Chara flexilis [6])	0°	42,8°	38,1°
Vallisneria spiralis [6])	0° bis — 1°	45°	38,7°
Elodea canadensis [6])	0°	38,7°	36,2°

anfüllt. Der übrige Raum ist mit einer durchsichtigen, klaren Flüssigkeit angefüllt. Diese Flüssigkeit enthält noch einen Eiweißkörper, der bei 45° gerinnt [7]). Analog verhalten sich andere einzellige Wesen [8]).

Starke Abkühlung verlangsamt die Bewegungen und hemmt die Pseudopodienbildung. Um 0° herum erlöschen die Bewegungen. Bei dieser Temperatur, bei der die Pseudopodien häufig ganz eingezogen sind, kann das Protoplasma lange Zeit lebensfähig gehalten werden, ja es erträgt noch viel tiefere Temperaturen. Eine allgemeine untere Grenze ist bisher nicht ermittelt worden. Die tiefsten verfügbaren Temperaturen reichten nicht aus, um das Leben zu vernichten. Von Be-

Fig. 92.



Körperformen der *Arnocha limax* bei verschiedenen Temperaturen. A bei 25°, beweglicher Zustand. B bei 40°, Wärmestarre. C bei 2°, träger Zustand. — Nach Verworn.

[1]) W. Kühne, Unters. über d. Prot. u. d. Kontr., 1864. — [2]) M. Schultze, Das Prot. d. Rhiz. u. d. Pflanzenz., 1863. — [3]) Jürgensen, Studien d. physiol. Inst. Breslau **1**, 104, 1861. — [4]) Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. **2**, 77, 1860. — [5]) Dutrochet, Compt. rend. de l'Acad. des sciences **2**, 775, 1837. — [6]) Velten, Flora 1876, S. 177. — [7]) W. Kühne, Unters. usw. 1864. — [8]) M. Schultze, Das Protoplasma usw. 1863.

deutung scheint allerdings die Zeit zu sein, durch die die tiefe Temperatur einwirkt. Zu lange Einwirkung kann den Tod der Zelle zur Folge haben.

Nach Verworn[1]) beruht die Temperaturwirkung auf die Protoplasmabewegung auf verschiedener Beeinflussung der Kontraktions- und Expansionsbewegung. Jede dieser beiden hat bei einer bestimmten Temperatur ihr Optimum. An Rhizopoden des Roten Meeres fand er, daß bei Erwärmung zuerst die Expansion am stärksten zunimmt, danach die Kontraktion, gleich stark sind beide bei 30 bis 32°. Von 30° abwärts überwiegt die Expansion, über 32° die Kontraktion. Schließlich tritt Wärmestarre ein. Eine Illustration der Einwirkung der Temperatur auf Amöben zeigt die umstehende Abbildung, die Verworns Allgemeiner Physiologie entnommen ist.

b) Wassergehalt.

Für lebendes Protoplasma gibt es eine obere und eine untere Grenze des Wassergehaltes, jenseits deren die Lebenserscheinungen aufhören. Nähere Bestimmungen sind nicht ausgeführt worden; nach Engelmanns[2]) Schätzung ist das Minimum ein Wassergehalt von etwa 60 Proz., das Maximum von etwa 90 Proz. Wird dieses überschritten, so hört die Bewegung auf, es tritt sogenannte Wasserstarre ein.

Vorübergehende Steigerungen über das Maximum des Wassergehaltes können ertragen werden, länger dauernde führen zum Tode des Protoplasmas. Die ersten Beschreibungen derartiger Versuche finden sich bei M. Schultze[3]) und bei Hofmeister[4]). Nach eigenen Beobachtungen kann man farblose Blutkörper durch Wasserzusatz zum Quellen bringen, so daß sie ihre Bewegungsfähigkeit verlieren. Wiederherstellung der ursprünglichen Konzentration stellt das alte Volumen und die Beweglichkeit wieder her. Man kann Protoplasma aber sowohl an salzärmere Medien als auch an salzreichere dauernd anpassen. Gruber[5]) gewöhnte eine marine Actinophrys an Süßwasser und nachher wieder an Meerwasser. Die Meeractinophrys, die ein körniges, vacuolenarmes Protoplasma hatte, wurde in Süßwasser vacuolenreich und hyaliner, in Seewasser gewann sie wieder das alte Aussehen. Marine Tiere widerstehen dem deletären Einfluß des süßen Wassers bei tiefer Temperatur leichter als bei hoher (Gogorza[6]). Die Beziehungen zwischen Überlebungsdauer R und osmotischem Druck des Mediums O sind gegeben durch die Formel $R = e^{O/K}$, worin K eine für jede Tierart zu ermittelnde Konstante, e die Basis der natürlichen Logarithmen ist (Davenport[7]).

Bei langsamer Konzentration des Mediums, in dem sich die einzelligen Organismen befinden, kann ebenfalls eine Anpassung stattfinden. So konnte Czerny[8]) Süßwasseramöben an 4 proz. Kochsalzlösung gewöhnen, dasselbe gelang Engelmann[9]). Man vergleiche ferner die Untersuchungen von Dutrochet[10]), der Seewasseramöben langsam an 10 Proz. Salzgehalt gewöhnte,

[1]) M. Verworn, Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss., phys.-math. Kl. 46, 1213, 1896. — [2]) Th. W. Engelmann, Handb. d. Physiol. 1 (1), 343, 1879. — [3]) M. Schultze, Das Protoplasma usw. 1863. — [4]) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle 1867. — [5]) A. Gruber, Biol. Zentralbl. 9, 22, 1889. — [6]) J. Gogorza, Zool. Jahresber. 1891. — [7]) Davenport, Exp. Morphol. 1, 93. — [8]) V. Czerny, Arch. f. mikr. Anat. 5, 158, 1869. — [9]) Th. W. Engelmann, Handb., 1879. — [10]) Dutrochet, Compt. rend. 2, 781, 1837.

Roser[1]), Massart[2]), Henneguy[3]), Balbiani[4]), Yasuda[5]), Florentin[6]). Die Anpassung an salzärmere und salzreichere Medien geschieht höchstwahrscheinlich durch Änderung des Wassergehaltes des Protoplasmas. Hiermit stimmt auch überein, daß die künstlich an salzreiche Medien gewöhnten Tiere hohe Temperaturen besser ertragen als normale Tiere gleicher Art (Davenport[7]).

2. Chemische Bedingungen.

a) Feste und flüssige Nahrung.

Auf die Ernährungsweise einzelliger Lebewesen, soweit wir darüber genaue Kenntnisse haben, ist bereits kurz eingegangen worden. Hier können wir daher darauf verzichten. Im wesentlichen würde uns auch nur interessieren, wie die Nährstoffe beschaffen sein müssen, damit das Leben erhalten bleibt. So weit fortgeschritten in dieser Beziehung die Physiologie der Pflanzen und höheren Tiere ist, so unvollkommen sind unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der niedersten Tierformen.

b) Gasförmige Nährstoffe.

Wie für die höheren Tiere ist für die einfachsten Lebewesen der Sauerstoff das wichtigste gasförmige Nährmittel. Seine dauernde Abwesenheit hat Stillstand der geschilderten Protoplasmabewegungen zur Folge. Vorübergehend kann indessen der Sauerstoff lange Zeit entbehrt werden. So beobachtete Kühne[8]), daß Amöben in einer reinen Wasserstoffatmosphäre 24 Minuten lang ihre Bewegungen fortsetzten. Dann erst hörte die Pseudopodienbildung auf, und die Tiere blieben in dem Zustande, in dem sie sich gerade befanden, regungslos liegen. Auf starke Induktionsreize reagierten sie auch in diesem Zustande noch. Wurde nun Luft den Amöben gegeben, so begann nach Verlauf von 75 Minuten die alte Bewegung wieder. Dieselben Beobachtungen machte er an Myxomyceten, nur dauerte es hier wesentlich länger, bis der Bewegungsstillstand eintrat. Engelmann[9]) hat die Beobachtungen Kühnes bestätigt und sie auch auf Leukocyten ausgedehnt. Die Bewegung dieser Gebilde erlosch in sauerstofffreiem Medium nach 2 Stunden. Celakovsky[10]) beobachtete, daß Pelomyxa in sauerstofffreiem Medium erst nach 72 Stunden zur Ruhe kam. An pflanzlichen Objekten hat Corti[11]) zuerst beobachtet, daß nach Luftabschluß durch Olivenöl oder mit Hilfe der Luftpumpe die Protoplasmaströmungen in den Zellen von Chara aufhörten. Hofmeister[12]) hat diese Beobachtungen an Nitella bestätigt. Sie erloschen in Olivenöl nach 5 Minuten, in luftverdünntem Raum nach 13 Minuten. Nach Entfernung des Olivenöls kehrte die Bewegung in 30 Minuten, nach Luftzutritt in 22 Minuten wieder. Analoge Beobachtungen

---

[1]) Roser, Beitr. z. Biol. nied. Organismen, 1881. — [2]) Massart, Arch. de biol. 9, 515, 1889. — [3]) Henneguy, Ann. d. microscop. 3, 118, 1890/91. — [4]) Balbiani, Arch. d'anat. micr. 2, 518, 1898. — [5]) Yasuda, Zool. Jahresber. 6 (1897). — [6]) Florentin, Ann. d. sciences nat. 10, 209, 1900. — [7]) Davenport, a. a. O. — [8]) W. Kühne, Unters. usw., 1864. — [9]) Th. W. Engelmann, Handb., 1879. — [10]) L. Celakovsky, Bull. int. de l'acad. de Bohême 1898. — [11]) Corti, zit. n. Engelmann, Handb., 1879. — [12]) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle 1867.

teilt Kühne[1]) von Tradescantia mit. Clark[2]) fand dann, daß die Strömungen in Plasmodien und in pflanzlichen Protoplasmen, die von einer Zellhaut umkleidet sind, bei einigen Pflanzen schon nach wenigen Minuten, bei anderen erst nach Stunden (bis zu 4) aufhörten. Ja, bei Characeen dauerte die Bewegung bis zu 19 Tagen. Ein Luftdruck von 1 bis 7 mm Quecksilber genügte zur dauernden Unterhaltung der Protoplasmabewegung.

Durch eine Aufspeicherung von freiem Sauerstoff in den belebten Gebilden kann die lange Fortdauer der Bewegungen nicht erklärt werden. Die Abwesenheit von freiem Sauerstoff ist direkt nachweisbar. Dieser Nachweis ist mit Hilfe einer ganz ausgezeichneten Methode geführt worden, die wir Engelmann[3]) verdanken. Sie gestattet den Nachweis eines Billiontel Milligramm Sauerstoff. Als Indikatoren für die Gegenwart des Sauerstoffs dienen gewisse Bakterien, deren Beweglichkeit an die Gegenwart von freiem Sauerstoff geknüpft ist, und die die Eigentümlichkeit haben, sich nach Orten hinzubewegen, an denen Sauerstoff gegenwärtig ist. Mit ihrer Hilfe gelingt es z. B. leicht, den Sauerstoff, der von einer einzigen grünen Pflanzenzelle bei momentaner Belichtung erzeugt wird, nachzuweisen.

Die sehr interessanten Verhältnisse der Anaerobiose (der obligaten und fakultativen) bei Bakterien können hier nicht erörtert werden. Man vergleiche Pfeffer, Handbuch der Pflanzenphysiologie I, S. 535. Über den anaeroben Stoffwechsel der Muskeln siehe das betreffende Kapitel dieses Handbuches.

Erhöhung der Sauerstoffspannung auf 3 bis 6 Atmosphären macht Leukocyten bewegungslos (Tarchanoff[4]).

C. Die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma.

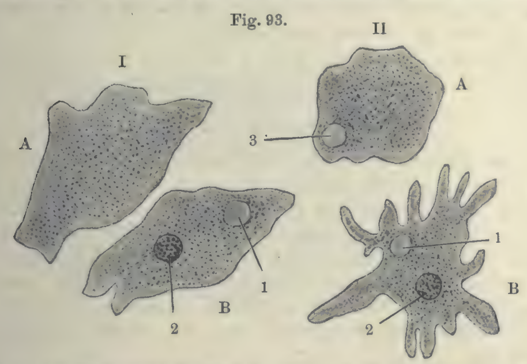
Nach unseren bisherigen Erfahrungen sind Kern und Protoplasma ohne einander nicht dauernd existenzfähig. Wie Brandt[5]) an Aktinosphärien gefunden hat, gehen kernlose Teilstücke dieses Tieres nach einiger Zeit zugrunde. Dasselbe fand Nussbaum[6]) in einer ausgedehnten Untersuchung an vielen Infusorien. Seine Untersuchung hatte das Resultat, daß kernhaltige Zellstücke sich regenerieren, kernlose dagegen zugrunde gehen. Analoge Befunde verdanken wir Gruber[7]). Eine Erweiterung unserer Kenntnisse brachten uns die Untersuchungen von Hofer[8]), Balbiani[9]), Verworn[10]) und Klebs[11]). Hofer fand, daß kernlose Teilstücke von Amöben sich 15 bis 20 Minuten wie normale Amöben verhalten, dann werden die Pseudopodien

---

[1]) W. Kühne, Unters. usw. 1864. — [2]) J. Clark, Ber. d. bot. Ges. 1888, S. 278; vgl. auch Kühne, Zeitschr. f. Biol., N. F., 18, 1, 1898; Lopriore, Jahrb. f. wiss. Bot. 28, 571, 1895; Biol. Zentralbl. 89, 118, 1902; Demoor, Arch. d. biol. 13. — [3]) Th. W. Engelmann, Bot. Ztg. 1881, S. 442; 1883, S. 4; 1886, S. 49; 1887, S. 102. — [4]) Tarchanoff, zit. n. Engelmann, Handb., 1879; s. auch Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 29, 387, 1882. — [5]) Brandt, Über Actinosphärium Eichhornii, Diss. Halle 1877. — [6]) Nussbaum, Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. 1884; Arch. f. mikr. Anat. 26, 485, 1886. — [7]) Gruber, Biol. Zentralbl. 4, 717; 5, 137, 1885. — [8]) B. Hofer, Jenaische Zeitschr. f. Nat. 24, 105, 1889. — [9]) Balbiani, Rec. zool. Suisse 5 (1888). — [10]) Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 51, 1, 1891. Die Beweg. d. leb. Substanz, 1892. — [11]) Klebs, Unters. d. bot. Inst. Tübingen 2, 552, 1888; Biol. Zentralbl. 7, 161, 1887; s. auch Palla, Flora 1890, S. 314; Pfeffer, Ber. d. Sächs. Akad. 1896, S. 505; Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 30, 484, 1897.

abnorm lang, schließlich hört ihre Bildung auf, das Tier zerfällt körnig. Man kann aber kernlose Amöbenstücke einen ganzen Monat [1]) lebendig halten. Verworn machte analoge Beobachtungen an Rhizopoden. Die Teilstücke verhalten sich zunächst auch gegen Reize wie unverletzte Tiere, schließlich gehen sie zugrunde. Balbiani hat gezeigt, daß an einigen Infusorien die Teilstücke mehrere Tage überleben können. Manche Fähigkeiten der Zelle sind an den kernlosen Teilstücken nicht mehr zu beobachten. So hat Hofer gefunden, daß die kernlosen Amöbenstücke ihre Nahrung nicht mehr vollständig verdauen. Dasselbe hat Verworn an marinen Rhizopoden gefunden, z. B. an Polystomella und Thalassicolla. An Polystomella beobachtete er ferner, daß die Bildung des stützenden Kalkgerüstes in den kernfreien Stücken nicht mehr erfolgte. Nach Hofer können die kernlosen Amöbenstücke keinen

Fig. 93.



Amöba proteus. *I* unmittelbar nach der Durchschneidung. *II* am zweiten Tage nach der Durchschneidung. *A* kernlose Hälfte. *B* kernhaltige Hälfte. *1* alte kontraktile Vacuole. *2* Kern. *3* neugebildete kontraktile Vacuole. — Nach Hofer.

Schleim mehr bilden, den sie sonst zur Anheftung produzieren. Das ist nach Verworn schließlich auch bei Difflugien der Fall, wenn freilich diese Tiere die Fähigkeit erst allmählich einbüßen. Klebs erzeugte in umhäuteten Zellen von Algen durch Plasmolyse einen Zerfall in kernhaltige und kernlose Partien. Die kernhaltigen bildeten eine neue Zellhaut, die kernlosen nicht. Nach Štolc [1]) geben kernlose Amöbenstücke aufgenommenes Neutralrot langsamer ab als kernhaltige.

Es ist nicht etwa nötig, daß der ganze Kern erhalten bleibt, nur ist für die Regeneration eines Zellteilstückes zu einer ganzen Zelle nötig, daß das Teilstück Kernsubstanz enthält.

Der Kern für sich ist ebenfalls nicht lebensfähig. Das ist gleichzeitig von Verworn und Acqua gefunden worden, von Acqua [2]) für den generativen Kern des Pollenschlauches und von Verworn [3]) an marinen Rhizopoden. Gewissen Einwirkungen gegenüber verhält sich der Kern, wie es scheint, resistenter. So lähmte

[1]) A. Štolc, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 209, 1902. Weitere Literatur über die Bedeutung des Kernes siehe bei J. J. Gerassimow, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 220, 1902. — [2]) Acqua, Malpighia 5, 2, 1891. — [3]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 51, 1, 1891.

Demoor[1]) das Protoplasma durch Kohlensäure, Wasserstoff oder Chloroform, wobei die Kernteilung wie gewöhnlich verlief. Eine neue Zellhaut bildete sich jedoch nicht, dazu ist also auch die Tätigkeit des Protoplasmas nötig. Die Ansicht, daß der Kern durch die Eingriffe nicht beeinflußt werde, wird von Loeb[2]) abgelehnt. Er meint, daß zwischen Lähmung des Protoplasmas und des Kernes nur ein zeitlicher, aber kein prinzipieller Unterschied bestehe.

VI. Wirkung von Reizen.

Ganz allgemein kann man sagen, daß Reize die Expansionsbewegungen des Protoplasmas hemmen. Die Wirkung besteht je nach dem Grade der Reizstärke in einer Verlangsamung, einem Stillstand der Strömung oder in einer Kontraktionsbewegung.

Von vornherein sei hier bemerkt, daß die Reaktionen ganzer Organismen auf Reize, die als Tropismus und Taxis bezeichnet werden, hier nicht behandelt werden sollen. Sie müssen verbunden mit den gleichen Erscheinungen bei höheren Pflanzen und Tieren abgehandelt werden.

1. Elektrische Reize.

Froschblutkörper, die sich amöboid bewegen, werden durch Induktionsströme zum Einziehen der Fortsätze veranlaßt. Bei mäßigen Stromstärken tritt etwa $^1/_4$ bis 1 Minute nach der Applikation des Reizes die Wirkung ein, die zunächst in einer Abstumpfung der spitzen Pseudopodien und in einem langsamen Einziehen dieser besteht. Starke Reize machen die Blutkörper sofort kugelig. Nach Einwirkung sehr starker Reize treten aus der Kugel nach einer Latenzzeit von einigen Minuten nacheinander an verschiedenen Stellen der Leibessubstanz Tröpfchen aus, die wieder eingezogen werden (Golubew[3]).

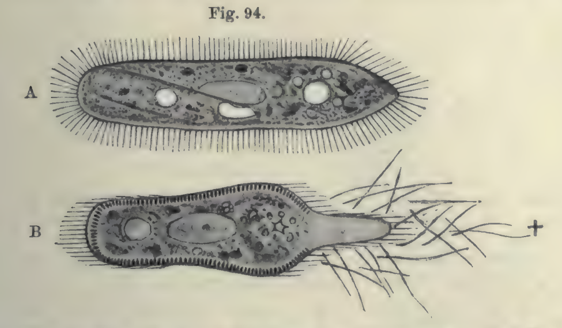
An Amöben kann man ähnliche Reizwirkungen beobachten. Bei schwachen Induktionsreizen wird nach kurzer Latenzzeit die Körnchenbewegung verlangsamt, ja häufig zum Stillstande gebracht. Die Entwickelung der Pseudopodien hört dabei ebenfalls auf. Mittlere Reize haben momentanen Stillstand der Bewegung zur Folge. Nach einer Latenz von einigen Sekunden folgt Einziehung der Pseudopodien. Sehr starke Reize haben sogleich beginnendes Einziehen der Pseudopodien zur Folge, die Amöbe nimmt infolgedessen in etwa zwei Sekunden Kugelgestalt an. Das sind die Erscheinungen, wenn die Amöbe in beweglichem Zustande sich befindet. Ist sie in trägem Zustande, so bringt sie ein einziger Induktionsreiz in den beweglichen Zustand (Kühne[4]), Engelmann[5]). Applikation konstanter Ströme auf Amöben hat als erste Wirkung auch Kugeligwerden, danach Bildung von Pseudopodien an dem Teile des Tieres, der nach der Kathode zu liegt, zur Folge (Verworn[6]). Das tritt aber nicht immer ein (Verworn). Schenck[7]) hat dann besonders betont, daß dieses Verhalten nicht für jede Lebensbedingung stimmt. Bei

---

[1]) J. Demoor, Arch. de biol. **13** (1894). — [2]) J. Loeb, Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 583, 1895. — [3]) A. Golubew, Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. **52**, 557, 1868. — [4]) W. Kühne, Unters., 1864; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1859, S. 564, 748. — [5]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. **2**, 315, 1869; Verhalten der Pseudopodien von Arcellen s. ebenda, S. 318. — [6]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. **46**, 269, 1890. — [7]) Fr. Schenck, Ebenda **66**, 241, 1897.

gewöhnlicher Temperatur trifft es meist zu, Erwärmung der Amöben läßt es häufig verschwinden. Bei Temperaturen über 30° sieht man oftmals Pseudopodien an der Kathode und Kriechen der Tiere zur Kathode, dann wieder Kriechen senkrecht oder im Winkel zur Stromrichtung, bald auch Kriechen zur Anode. Sehr starke Ströme zerstören das Tier, es scheint zu explodieren (Kühne[1]) u. a.). Kontraktionserscheinungen an Keimen hat Roux[2]) bei elektrischer Durchströmung beobachtet. Bei den lebensfrischen Keimen zeigte jede einzelne Zelle an der Ein- und Austrittsstelle des Stromes eine Kontraktion. Schon geschädigte Eier verhielten sich in toto so wie vorher jede einzelne Zelle; die Zellen reagierten einzeln nicht mehr. Das Protoplasma der Myxomyceten zeigt ähnliches Verhalten auf Reize hin wie das der Amöben. Kühne fand Zusammenziehung der gereizten Protoplasmateile, Umkehr der Richtung der zentripetalen Körnchenströmung. So über-

Fig. 94.



Paramaecium Aurelia. — A ungereizt. B bei konstanter Durchströmung. — Nach Verworn.

sichtlich darzustellen sind die Erscheinungen hier nicht wie bei den Amöben. Unter wesentlich günstigeren Bedingungen hat Verworn[3]) die Protoplasmabewegung von *Aethalium septicum* untersucht. Ludloffs Beobachtungen an Paramaecien illustriert die vorstehende Figur. Er fand bei der Applikation von konstanten Strömen Zerfallen des Protoplasmas von der Anode her, keine Veränderungen dagegen an der Kathode. Analog verhält sich *Pelomyxa palustris* und *Paramaecium*. Verworn faßt die abgebildeten Erscheinungen als Analoga der Muskelkontraktionen auf.

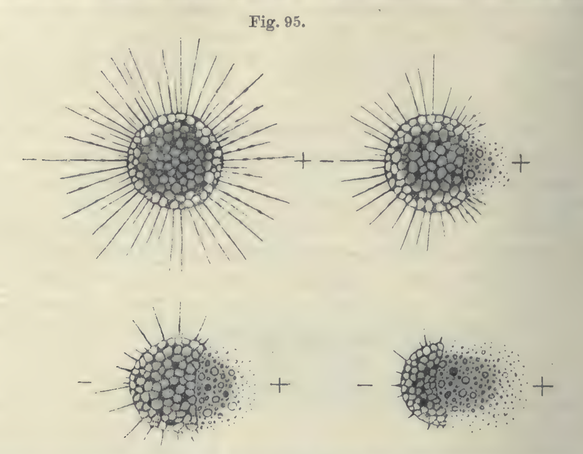
Reizversuche an den Tieren, die Pseudopodien treiben, bei denen an den Ausläufern Körnchenströmung herrscht, sind zahlreich angestellt. Max Schultze[4]) und Kühne[5]) haben die Wirkungen zuerst auf Actinophrys genauer untersucht. Induktionsströme machen zunächst die in der Stromrichtung liegenden Pseudopodien varikös und bewirken danach ihre Einziehung. Stärkere Ströme rufen dieselben Erscheinungen auch an den übrigen

---

[1]) W. Kühne, Unters. usw., 1864. — [2]) W. Roux, Sitzungsber. d. Wien. Akad., mat.-naturw. Kl. 3. Abt., **101** (1891); Biol. Zentralbl. **15**, 385, 1895; Arch. f. d. ges. Physiol. **63**, 542, 1896. — [3]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. **46**, 273, 1890. K. Ludloff, Ebenda **59**, 525, 1895. — [4]) M. Schultze, Das Protopl., 1863. — [5]) W. Kühne, Unters. 1864.

Pseudopodien hervor, die stärksten lassen die Pseudopodien in einzelne Körnchen zerfallen (Verworn[1]) und zerstören die Tiere. Manche Sarko-

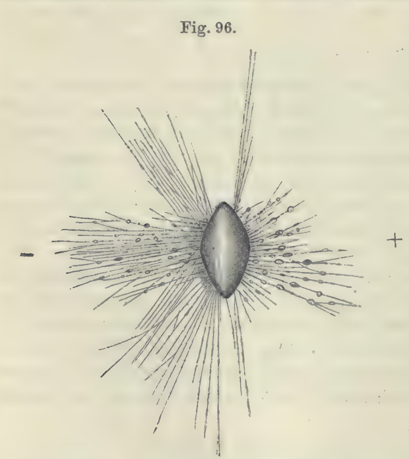
Fig. 95.



Actinosphärium Eichhornii in vier aufeinanderfolgenden Stadien der Durchströmung mit einem konstanten Strom. — Nach Verworn.

dinen reagieren nicht auf Induktionsströme, so Orbitolites, Amphistegina. Schwache konstante Ströme machen Variköswerden der Pseudopodien und Retraktion an der Anode; an der Kathode keine Veränderung (Verworn[1]), stärkere Ströme bewirken auch an der Kathode diese Erscheinung, an der Anode dagegen Einschmelzung des Protoplasmas (Kühne, Verworn). Bei wiederholter Stromschließung oder bei Einschleichen in den Strom wird nur die Einschmelzung an der Anode beobachtet. Diese Einschmelzung wird als Ausdruck einer kontraktorischen Erregung angesehen. Es liegen noch zahlreiche Beobachtungen von Verworn an anderen Sarkodinen und Ciliaten vor, die hier kurz zusammengestellt werden sollen. In der Tabelle steht

Fig. 96.



Amphistegina Lissonii bei konstanter elektrischer Durchströmung. — Nach Verworn.

[1]) Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 1, 1889; 46, 267, 1890; 62, 415, 1896.

links die Tierart, dann folgt unter Anode und Kathode der Reizeffekt, und zwar in der Reihe S der bei Stromschluß, in der Reihe Oe der bei Stromöffnung. E bedeutet, daß Einziehen der Pseudopodien oder Einschmelzung des Protoplasmas erfolgte.

		Anode	Kathode
Actinosphaerium	S	E	E
	Oe	—	E
Actinophrys, Polystomella, Amoeba, Aethalium	S	E	—
	Oe	—	—
Pelomyxa, Rhizoplasma	S	E	—
	Oe	—	E
Orbitolites, Amphistegina, Peneropolis	S	E	E
	Oe	—	—
Hyalopus	S	—	E
	Oe	—	—

Ähnlich wie das Protoplasma der Rhizopoden verhält sich das der Pflanzenzellen. Bei ihnen bewirkt Reizung zunächst Verlangsamung der Strömung, dann Stillstand, endlich Zusammenballen des Protoplasmas zu Klumpen. Sehr lehrreich ist das folgende Bild von Kühne, das eine partiell gereizte Zelle der Staubfadenhaare von Tradescantia darstellt. Der Faden wurde senkrecht zur Verbindungsrichtung der beiden Elektroden orientiert, dann gereizt. Es zeigte sich das nebenstehende Bild. Allmählich fingen die Protoplasmaklümpchen wieder an, Bewegung in ihrem Innern zu zeigen. Sie streckten Fortsätze aus, auf denen die Körnchen strömten, die Fortsätze bildeten Brücken, so entstand ein neues Netz von Protoplasma, und die Zelle zeigte das alte Verhalten.

Fig. 97.



Tradescantia virginica.
Eine Zelle aus einem Staubfadenhaar.
A ungereizt. B mit einem Induktionsstrom gereizt. Klumpenbildung im Protoplasma bei *a*, *b*, *c*, *d*. — Nach Kühne.

Rotierendes Pflanzenprotoplasma zeigt auf Reize Stockung der Bewegung, Stillstand, Anhäufung an den kurzen Zellseiten. Literatur siehe bei Pfeffer, Handbuch der Pflanzenphysiologie.

Auf Grund der Reizungen von Nitellazellen ist Hörmann zu dem Resultat gelangt, daß die Erregbarkeit durch den konstanten Strom anfangs rasch zunimmt, dann eine Weile konstant bleibt, um schließlich wieder zu

sinken. Bei etwas überminimalen Stillstandsreizen bewirkt sowohl Schließung als auch Öffnung einen Stillstand der Strömung in der ganzen Zelle. Bei Anwendung stärkerer Reizströme bewirkt Schließung Stillstand auf der Kathodenseite, Öffnung Stillstand auf der Anodenseite. Hörmann erblickt in diesen Tatsachen eine Analogie zum Pflügerschen Gesetz.

Öffnungsinduktionsschläge wirken nach Hörmann stärker als Schließungsschläge, Einschleichen in einen konstanten Strom gelingt nicht; bei einer gewissen Stromstärke tritt stets Stillstand der Strömung ein, hingegen kann man durch Ausschleichen die anelektrotonische Stillstandserregung unterdrücken. Bestimmungen der Stromdichte haben ergeben, daß zur Erzeugung einer Stillstandserregung pro Quadratmillimeter nur eine Stromstärke von $10{,}568 \times 10^{-3}$ Milli-Amp. nötig sind. Endlich konnte er die stärkere Wirkung (Summation) von mehreren aufeinanderfolgenden gleich starken Reizen konstatieren.

Bei allen angeführten Protoplasmabewegungen kann man die Reizwirkung durch Applikation mehrerer Reize hintereinander verstärken. Es ist auch möglich, durch Anwendung mehrerer Reize hintereinander, deren jeder, einzeln appliziert, unwirksam gewesen wäre, einen Reizeffekt zu erzielen.

Wie man aus den Beschreibungen sieht, sind wir weit davon entfernt, bei dem Studium der Protoplasmabewegungen über Erfahrungen zu verfügen, die mit den bei Muskel und Nerv gesammelten sich messen könnten. Wir wissen so gut wie nichts über die Stromstärken, die in den gereizten Protoplasmamassen zur Erzeugung der Reizeffekte nötig waren, und es ist auch schwer, hierüber etwas zu erfahren, da die tierischen Teile bei der Reizung stets von einer Flüssigkeit umgeben sind. Die Erforschung der Stromverteilung in einem körperlichen Leiter gehört aber bekanntlich zu den schwierigsten Aufgaben der mathematischen Physik und ist erst für sehr wenige, sehr einfache Körper gelöst worden. Beziehungen zwischen Stromdichte und Reizeffekt sind uns also nicht bekannt. Ebensowenig wissen wir über Beziehungen, die etwa zwischen Stromdauer und -spannung bestehen müssen, wenn eine Erregung erzielt werden soll. Endlich, was fast das Wichtigste bei all diesen Fragen ist, sind wir über das Wesen dessen, was wir beobachten, so gut wie gar nicht orientiert. Wir wissen nicht, ob die Einschmelzungserscheinungen und die Zusammenballungen zu Klumpen, die wir am Protoplasma beobachten, wirklich mit den Zusammenziehungen der Muskeln der Metazoen verglichen werden dürfen, und wir können hierüber auch nichts erfahren, solange wir darauf angewiesen sind, mit Hilfe des Mikroskops rein morphologische Veränderungen an diesen kleinsten Lebewesen zu beobachten. Hierauf haben zuerst Loeb und Maxwell [1]), Loeb und Budgett [2]) und Schenck [3]) aufmerksam gemacht. Loeb und seine Schüler kommen zu dem Schluß, daß die erregenden Wirkungen des galvanischen Stromes an der Anodenseite lebender Gebilde der Hauptsache nach identisch sind mit der Wirkung der Alkalien, die hier infolge der Ausscheidung der elektropositiven Ionen des äußeren Elektrolyten gebildet werden; daß ferner

---

[1]) Loeb und Maxwell, Arch. f. d. ges. Physiol. **63**, 121, 1896. — [2]) Loeb u. Budgett, Arch. f. d. ges. Physiol. **55**, 518, 1896. — [3]) Schenck, Ebenda **66**, 241, 1897.

die betreffenden erregenden Wirkungen des Stromes überall da auftreten, wo die von der Anode ausgehenden Stromfäden in den Protoplasten eintreten, wo es also zur Ausscheidung elektropositiver Ionen des äußeren Elektrolyten kommt.

An dieser Stelle sind auch die Beobachtungen von Hermann zu berücksichtigen, der gefunden hat, daß an Nerven und Muskeln, sowohl an toten wie an lebendigen, bei Durchströmung in Wasser an der Anode ein Austritt von Inhalt erfolgt. Carlgren [1]) hat, durch diese Beobachtungen angeregt, untersucht, ob etwa die Veränderungen, die Paramäcien bei Durchströmung an der Anode zeigen, eine analoge Erscheinung sein können. Er hat in der Tat gefunden, daß an toten Paramäcien sich Ähnliches zeigt, glaubt jedoch, von der alten Deutung nicht abgehen zu sollen.

Besonders nachdrücklich hat Schenck [2]) betont, daß die Auffassung der Pseudopodienkontraktion als Analogon der Muskelkontraktion durch nichts bewiesen sei. Solange hierüber aber nicht völlige Klarheit herrscht, darf man nicht versuchen, die Reizeffekte, die bei dem bewegten Protoplasma auftreten, mit den am Nerven und Muskel beobachteten in Parallele zu setzen. Das bis jetzt vorliegende Versuchsmaterial ist daher noch nicht geeignet, die Frage zu entscheiden, ob das Pflügersche Gesetz, das für Nerven und Muskeln aufgestellt ist, bei den einfachen bewegungsfähigen Substanzen zutrifft oder nicht.

2. Mechanische Reize.

Die Wirkung mechanischer Reize auf amöboid bewegliches Protoplasma beobachtete Rösel von Rosenhof [3]) an Amöben. Die Tiere wurden auf Berührung hin kugelig. Analoge Beobachtungen sind später vielfach gemacht worden und werden von jedem gemacht, der diese Tiere untersucht. Bei Leukocyten bewirkt mechanische Gewalt, z. B. Druck auf das Deckgläschen, ebenfalls Kontraktion. Die Reizwirkung kann bei Sarkodinen so heftig werden, daß Pseudopodien abreißen, wie das Verworn [4]) an Difflugien beobachtet hat. Myxomycetenprotoplasma zeigt auf Erschütterung hin eine Verlangsamung oder Stillstand der Körnchenströmung (de Bary [5]). Bei den Radiolarien, die lange Pseudopodien treiben, hat mechanische Reizung durch Erschütterungen oder Druck zuerst Stocken der zentrifugalen Strömung, dann Richtungsumkehr, Variköswerden der Pseudopodien, schließlich Einziehung der Pseudopodien zur Folge [6]). Stärkste Reize bewirken Zerfall der Pseudopodien zu Klümpchen [7]). So entsteht eine kleine Perlschnur, deren Perlen in der alten Anordnung der Pseudopodien liegen. Auf die Strömungen im Protoplasma der Pflanzenzellen wirken mechanische Reize analog. Nach Kontraktionsbewegungen, die auf mechanische Reize hin erfolgt sind, ist auf den gereizt gewesenen Teilen die Expansionsbewegung verstärkt; bei länger dauernder mechanischer Alteration auch auf den Pseudopodien in der Nachbarschaft der Reizstelle (Jensen [8]). Bekannt ist, daß eben angefertigte

---

[1]) Carlgren, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 49. — [2]) Schenck, s. Anmerk. 3, S. 656. — [3]) Zit. nach Engelmann, Handb., 1879. — [4]) M. Verworn, Psychophysische Protistenstudien, 1889. — [5]) de Bary, Die Mycetozoen, 1864. — [6]) M. Schultze, Das Protoplasma, 1863. — [7]) M. Verworn, Die Bewegung der lebenden Substanz, 1892. — [8]) P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 87, 361, 1901.

Präparate von Vallisneria, Chara, Elodea usw. gewöhnlich keine Bewegung zeigen, die sich aber bald einstellt. Hofmeister [1]) führt das auf mechanische Reizwirkung zurück. Stärkere Reize bewirken bei Tradescantia Klumpenbildungen unter Stillstand. Nach 10 bis 15 Minuten beginnt die Bewegung wieder unter den oben geschilderten Erscheinungen. Verletzungen der Zellen wirken analog. So beobachtete Dutrochet [2]) nach Anstechen von Charazellen Stillstand. Ligatur der Zellen wirkte ebenso, schließlich hob die Bewegung in den beiden durch die Ligatur entstandenen Zellabschnitten wieder an (Gozzi [3]), Dutrochet). Auch Diatomeen und Oscillarien beginnen ihre Bewegung in frisch angefertigten Präparaten erst nach einiger Zeit (Engelmann [4]). Auf eine chemische Veränderung der Leibessubstanz müssen Wirkungen zurückgeführt werden, die Verworn [5]) beschrieben hat. Sie entstehen durch Berührung der Pseudopodien, z. B. bei Actinosphaerium und bei Thalassicolla und äußern sich in einer Schleimbildung an der Berührungsstelle.

Summation von Reizen findet auch durch mechanische Erregung statt; viele hintereinander applizierte schwächere Reize können wie ein intensiver wirken.

3. Chemische Reize.

Die Wirkung von Chemikalien auf protoplasmatische Massen muß sehr vorsichtig beurteilt werden. Neben den spezifischen Wirkungen der verwendeten Stoffe hat man so gut wie immer Wirkungen von Konzentrationsunterschieden zwischen Protoplasma und dessen veränderter Umgebung zu berücksichtigen. So kommen osmotische Wirkungen oder Diffusionswirkungen zustande, deren Folge Konzentrationsänderungen in dem lebenden Individuum sind. Es kann durch hierbei auftretende Bewegung der Moleküle ein Reizeffekt hervorgerufen werden, der dem Stoffe an sich gar nicht zukommen würde. Ferner hat man zu bedenken, daß manche Chemikalien auch auf totes Protoplasma formverändernd wirken. Man würde daher einen Fehler begehen, wenn man etwa die destruierende Wirkung der Alkalien und Säuren als eine Reizwirkung auffassen wollte.

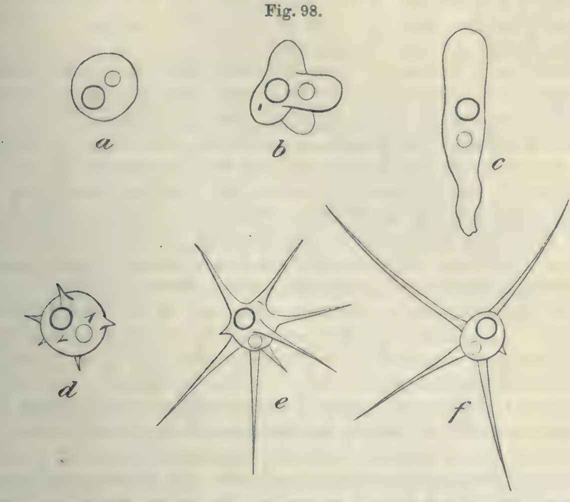
Die Wirkung von Chlornatriumlösung auf Amöben hat Kühne [6]) näher untersucht. Er hat gefunden, daß Lösungen von 1 bis 2 Proz. Amöben zunächst zu lebhafterem Kriechen veranlassen; dann werden sie kugelig unter gleichzeitiger Ausstoßung aller Nahrungsreste, zuweilen auch des Zellkernes. Schließlich schrumpft die Amöbe zusammen. Wird sie gleich in Wasser zurückversetzt, so kann Erholung eintreten, bei längerem Verweilen in Chlornatrium geht sie zugrunde. 10prozentige Chlornatriumlösung macht die Tiere sofort kugelig und bringt sie zum Platzen. Engelmann [7]) beobachtete bei Süßwasseramöben, die er an Aufenthalt in Kochsalzlösung von 2,5 Proz. gewöhnt hatte, Kugeligwerden der Tiere, wenn er die Lösung mit einer $^1/_2$ proz. Kochsalzlösung verdünnte. Nach kurzer Zeit bewegten sich jedoch die Tiere wieder normal. Analoges beobachtete Czerny [8]). Sehr dünne

---

[1]) Hofmeister, a. a. O. — [2]) Dutrochet, a. a. O. — [3]) Gozzi, zit. nach Engelmann, Handb., 1879. — [4]) Th. W. Engelmann, Handb., 1879. — [5]) M. Verworn, Psychophysische Protistenstudien, 1889; Arch. f. d. ges. Physiol. **51**, 1, 1891. — [6]) W. Kühne, a. a. O. — [7]) Th. W. Engelmann, Handb., 1879. — [8]) V. Czerny, Arch. f. mikr. Anat. **5**, 158, 1869.

Säuren (Salzsäure von 0,1 Proz.[1]) und Alkalien (Kalilauge von 1 Proz.) regen die Bewegung der Amöben zuerst an, danach gehen sie zugrunde. In

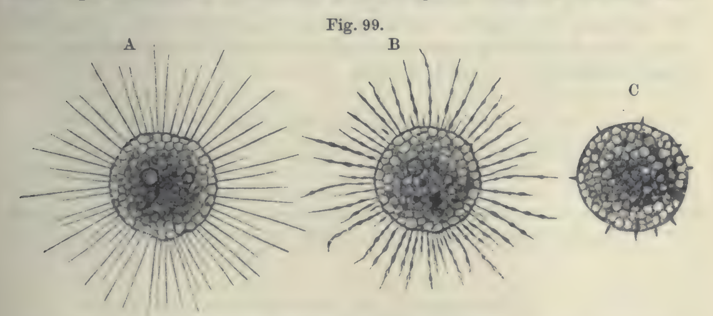
Fig. 98.



Amoeba limax. — a, b, c Verhalten eines normalen Individuums. d, e, f Verhalten desselben in Kalilauge. — Nach Verworn.

Säuren findet eine Koagulation statt (die Tiere sehen wie körniger Sago aus, Kühne), in Kalilauge verwandelt sich die Amöbe in eine große blasse, schnell platzende Blase. Ähnliche Veränderungen erleiden die Amöben, wenn

Fig. 99.



Actinosphaerium bei chemischer Reizung.
A ungereizt. B Beginn der Reizung. C nach längerer Dauer der Reizung. — Nach Verworn.

sie in Wasser elektrisch durchströmt werden. Am negativen Pol werden sie großkugelig, am positiven schrumpfen sie, in der Mitte des Tropfens kriechen

[1]) Th. W. Engelmann, Handbuch, 1879.

sie normal umher (Kühne[1]), s. auch Verworn oben). Eine interessante Beobachtung hat Verworn[2]) an Amöben gemacht. Er zeigte, daß man *A. limax* durch Versetzen in sehr dünne Kalilauge im Verlaufe von 15 bis 20 Minuten in die typische Form der *A. radiosa* verwandeln kann. In Wasser stellt sich die Limaxform wieder her.

Die Wirkung chemischer Reize auf die Körnchenströmung von Actinophrys hat Max Schultze[3]) zuerst untersucht. Es zeigt sich bei Zusatz von verdünnten Säuren und Alkalien, sowie von Salzlösungen Variköswerden, schließlich Einziehung der Pseudopodien (Schultze, Kühne[4]), Verworn[5]). Bei stärkeren chemischen Reizen zerfallen die Pseudopodien in eine Perlschnur, indem die einzelnen Klümpchen ihre Kontinuität verlieren. Das läßt sich auch erzeugen durch kleine Mengen von Sublimat, von Osmiumsäure u. dgl. Auch Berührung der Pseudopodien verschiedener Tiere, ja verschiedener Individuen derselben Art hat diesen Effekt (Max Schultze[6]). Er bleibt dagegen aus, wenn die Pseudopodien Tieren angehören, die demselben Mutterindividuum entstammen, aber nur in der ersten Lebenszeit (Jensen[7]). Zusammenziehung der Pseudopodien wird auch durch Berührung mit Fremdkörpern ausgelöst, z. B. mit Nährstoffen, die in den Zelleib aufgenommen werden (Jensen[7]).

Auch die Strömungsvorgänge in Pflanzenzellen werden durch Chemikalien ähnlich beeinflußt wie bei den niederen Tierformen. Dutrochet und Hofmeister haben gefunden, daß die Protoplasmabewegung von Chara, Vallisneria, Hydrocharis, Tradescantia durch jede Konzentrationserhöhung einen vorübergehenden Stillstand erfährt. Denselben Effekt hat eine Verdünnung des Mediums, in dem die Zellen sich befinden. Das ist eine Reizwirkung vermutlich durch Änderung des Wassergehaltes. Sehr dünne Alkalien, Kali, Natron von 0,05 Proz. oder Säuren (Salzsäure von 0,1 Proz.) machen ebenfalls eine vorübergehende Verlangsamung.

Partielle Konzentrationsänderungen haben nach Hörmann[8]) Stillstand der Bewegung in der ganzen Zelle zur Folge. Er glaubte durch Aufträufeln 5 proz. Rohrzuckerlösung auf eine Zellhälfte partielle Konzentrationsänderungen erzeugen zu können (s. S. 663).

4. Wirkung von Giften[9]).

Die Protoplasmabewegungen sind nicht nur von der Gegenwart gewisser Stoffe abhängig, sondern es ist auch nötig, daß in dem Medium gewisse Stoffe nicht vorhanden sind. Diese Stoffe wollen wir nach dem Vorgange von Binz[10]) Protoplasmagifte nennen. Solcher Stoffe gibt es eine ungeheure Zahl. Vor allem sind Säuren und Alkalien zu nennen. Kein Protoplasma erträgt auf die Dauer Änderungen seines Gehaltes an freiem Alkali und freier Säure. Die schädlichen

---

[1]) W. Kühne, Untersuch., 1864. J. Loeb, a. a. O. — [2]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 65, 47, 1897. Analoge Beobachtungen machten A. Brass, Biol. Studien, 1883; O. Zacharias, Biol. Zentralbl. 1885, S. 86. — [3]) M. Schultze, Das Protoplasma, 1863. — [4]) Kühne, a. a. O. — [5]) Verworn, Psychophys. Protistenstudien, 1889; Arch. f. d. ges. Physiol. 62, 415, 1891. — [6]) Schultze, a. a. O. — [7]) P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 87, 361, 1901. — [8]) G. Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen, 1898. — [9]) Vgl. Th. W. Engelmann, Handb., 1879. — [10]) C. Binz, Arch. f. mikr. Anat. 3, 383, 1867; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 146.

Wirkungen von Alkalien studierten Dutrochet, Max Schultze, Kühne, Verworn und viele andere. Die Veränderungen, die durch diese Reagenzien erzeugt werden, siehe auf Seite 658. Besonders zu erwähnen ist die Wirkung der Kohlensäure [1]). Sie wirkt bei dauernder Applikation ebenso zerstörend wie die übrigen Säuren; wird sie nur vorübergehend angewandt, so kann das Protoplasma sich wieder erholen, indem seine morphologischen Veränderungen (Trübung) zurückgehen. Analoge Wirkungen haben Chloroform, Äther [2]). Veratrin [2]) wirkt auf Amöben, Aktinosphärien, Myxomyceten lähmend und tötend, hat aber gar keinen Einfluß auf Zellen von Tradescantia. Curare [3]) macht Amöben kugelig, ihre Bewegung beginnt wieder nach Entfernung des Giftes. Chinin hemmt die Bewegung der Leukocyten (Binz [4]). Eine umfassende Untersuchung über die Wirkung von Giften auf das Protoplasma siehe bei Bokorny [5]). Sie umfaßt 1. Basen und Säuren, 2. Salze, 3. Oxydationsgifte, 4. Phosphor, 5. organische Säuren, 6. Kohlenwasserstoffe, 7. Alkohole, 8. Halogenderivate, 9. Aldehyde, 10. Nitroderivate, 11. Cyanverbindungen, 12. Amidoverbindungen, 13. Alkaloide, 14. giftige Eiweißstoffe. In einer besonderen Arbeit [6]) werden Ortho- und Paraverbindungen in ihrer Wirkung miteinander verglichen. Weitere Literatur findet sich bei v. Fürth [7]).

Die schädliche Wirkung von Röntgenstrahlen auf niedere Organismen beobachtete zuerst Schaudinn [8]).

5. Thermische Reize.

Über die Wirkung plötzlicher Temperaturschwankungen besitzen wir nähere Angaben nur von pflanzlichen Zellen. Dutrochet [9]) brachte Charazellen, die in Wasser von 7° sich befanden, dauernd in Wasser von 32°. Es zeigte sich nach 4 bis 5 Minuten Stillstand der Strömung, Wiederbeginn derselben nach einer Stunde. Nun hatte Zurückversetzung in Wasser von 7° wieder Stillstand zur Folge. Nach einiger Zeit fing die Bewegung wieder an. Analoge Beobachtungen machte Hofmeister [10]) an Nitella, an Ecballium agreste, Schultze [11]) an Urtica. Kühne [12]) ließ Staubfadenhaare von Tradescantia an einem Platintiegel bei — 14° anfrieren. Nach fünfminutigem Gefrorensein taute er sie wieder auf. Das Protoplasmanetz war verschwunden, statt dessen enthielt der Zellraum eine große Zahl gesonderter Tropfen und Klümpchen. Diese fingen bald an sich lebhaft zu bewegen, indem sie Fortsätze trieben. Schließlich stellte sich das Netzwerk wieder her und nach etwa 10 Minuten bot die Bewegung das alte Bild dar. Dieselben Erscheinungen beobachtete Hofmeister. Nach dem bisher Geschilderten könnte man also im allgemeinen sagen, daß sowohl schnelle Abkühlung wie schnelle Erwärmung als Reiz auf das Protoplasma wirken. Hiervon abweichende Beobachtungen haben Velten [13]) und Hörmann gemacht. Velten findet, daß weder Abkühlung noch Erwärmung als Reiz wirken kann, sondern daß die Strömungsbewegung sogleich die Geschwindigkeit zeige, die der betreffenden Temperatur entspreche. Nach Hörmann [14]) ist plötzliche Abkühlung ein

---

[1]) Kühne, Unters. usw., 1864. — [2]) Derselbe, a. a. O. — [3]) Nikolski u. Dogiel, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 68, 1890. — [4]) C. Binz, Arch. f. mikr. Anat. 3, 383. — [5]) Bokorny, Arch. f. d. ges. Physiol. 64, 262, 1896. — [6]) Derselbe, Ebenda 64, 306, 1896. — [7]) v. Fürth, vgl. Chem. Physiol. d. nied. Tiere, 1903. — [8]) F. Schaudinn, Arch. f. d. ges. Physiol. 77, 29, 1899; Literatur bei Joseph u. Prowazek, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 142, 1902. — [9]) Dutrochet, a. a. O. — [10]) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle 1867. — [11]) Schultze, Das Protoplasma usw. 1863. — [12]) Kühne, Unters. usw. 1864. — [13]) Velten, Flora 1876. — [14]) G. Hörmann, Studien über die Protoplasmabewegung bei den Characeen, Jena 1898.

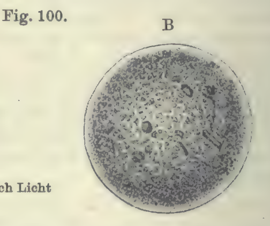
Reiz, der Stillstand der Strömung bewirkt, plötzliche Erwärmung aber nicht. Partielle Abkühlung hat Stillstand in der ganzen Zelle zur Folge (s. S. 663), aber erst nach einer Latenzzeit von 10 bis 30 Sekunden.

6. Lichtreize.

Unmittelbare Wirkung des Lichtes auf Protoplasmabewegungen beobachtet man nur an sehr wenigen Zellen. Engelmann[1]) hat gefunden, daß

Fig. 100.

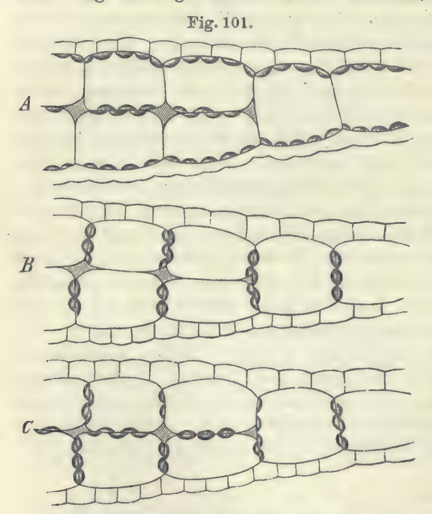




Pelomyxa palustris. — A ungereiztes Kriechen. B durch Licht gereizt. — Nach Verworn.

Pelomyxa palustris bei plötzlicher Belichtung kugelig wird. Plötzliche Verdunkelung wirkt gar nicht auf das Tier ein, ebensowenig allmähliche Aufhellung von Dunkelheit. So sinnfällige Reaktion auf Licht wie bei Pelomyxa ist bei keinem anderen einzelligen Wesen mit Protoplasmabewegung beobachtet worden. Plasmodien von *Aethalium septicum* zeigen bei Belichtung eine träge Kontraktionsbewegung, die sich darin äußert, daß die Lobopodien, die an die Oberfläche der Lohe gewachsen sind, eingezogen werden (Hofmeister[2]), Baranetzky[3]). In Übereinstimmung hiermit steht, daß die Lohblüte im Licht kurze dicke, im Dunkeln lange dünne Ausläufer bildet. An dieser Stelle ist auch zu bemerken, daß das Licht auf die Ernährung einen Einfluß hat. Rhumbler[4]) hat beob-

Fig. 101.



Querschnitt durch das Laub von *Lemna triscula*.
A Flächenstellung (Tagstellung). B Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. C Dunkelstellung der Chlorophyllkörner. — Nach Stahl.

[1]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 19. — [2]) Hofmeister, a. a. O. — [3]) Baranetzky, Mém. de la soc. des sciences nat. Cherbourg 19, 328, 1875. Lister, Annals of Bot. 123, 3, 13, 1888/89. — [4]) L. Rhumbler, Arch. f. Entwickelungsmechanik 7.

achtet, daß helle Belichtung bei Amöben die Nahrungsaufnahme verhindert, dagegen die Abgabe der Nahrungsreste beschleunigt. Hier ist auch der Einfluß des Lichtes auf die Stellung der Chlorophyllkörner in Pflanzenzellen zu erwähnen. Statt vieler Worte das vorstehende Bild (s. Fig. 101).

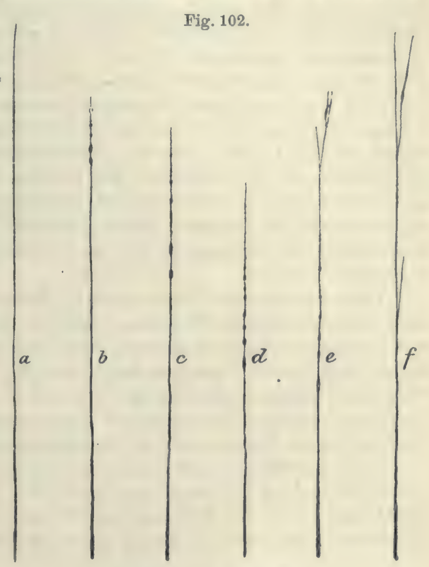
Erregend wirkt das Licht auf die Protoplasmaströmung von Elodea, Vallisneria, Tradescantia, wenn Äther oder Chloroform auf die Zellen einwirkt. Dann ist Bewegung nur im Lichte möglich (Josing[1]).

Auf die umfangreiche Literatur über die Pseudopodienbildung und -einziehung der Chromatophoren kann hier nicht eingegangen werden.

VII. Reizleitung.

Die bei Nerven und Muskeln so ausgeprägte Fähigkeit, lokal applizierte Reize über das ganze Organ hin fortzuleiten, finden wir bei den einzelligen Organismen gar nicht. Sehr gut illustriert das die Abbildung Verworns von Orbitolitespseudopodien. Es liegen zwar eine Reihe von Angaben vor (Hörmann), die von ihrem Autor für das Vorhandensein einer Reizleitung ins Feld geführt werden. Sie halten aber, wie wir gleich sehen werden, einer Kritik nicht Stich. Die Tatsache, daß lokale Abkühlung einer Zelle von Nitella Stillstand in der ganzen Zelle zur Folge hat, erklärt sich ohne weiteres durch Temperaturleitung, besonders wenn man bedenkt, daß eine Latenzzeit von 10 bis 30 Sekunden nötig ist, während bei Abkühlung der ganzen Zelle dieser Stillstand momentan erfolgt. Daß Aufträufeln einer Rohrzuckerlösung von 5 Proz. auf eine Zellhälfte Stillstand in der ganzen Zelle erzeugt, kann ebenfalls nicht wundernehmen, da ja durch die Bewegung selbst die Verteilung des diffundierenden Zuckers wesentlich gefördert wird. Die Beobachtungen Hörmanns, daß ein Stillstand, der durch einen elektrischen Reiz in einer Zelle erzeugt wird, sich auch auf die benachbarte Zelle

Fig. 102.



Pseudopodium von Orbitolites.
a bei * durchschnitten. b Reizerfolg (Kugelbildung des Protoplasmas) nur auf die nächste Umgebung der Reizstelle beschränkt. c bis f Stofftransport. Abfließen der kugeligen Massen und Bildung neuer Pseudopodien. — Nach Verworn.

[1]) E. Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 36, 197, 1901.

fortpflanzt, beweist nichts für eine Reizleitung, da die erregende Wirkung durch Stromschleifen erzeugt gewesen sein kann. Endlich kann auch der Befund, daß die einer Reizstelle nächsten Stellen sich elektronegativ zu ferneren Stellen verhalten, nichts für eine Reizleitung, geschweige denn für ein Dekrement einer hypothetischen Reizwelle beweisen. Mit demselben Recht könnte man ja die am Nerven von unsymmetrischen Längsschnittspunkten ableitbaren Ströme, die im Sinne der Demarkationsströme des einen oder des anderen Querschnittes gerichtet sind, als Ausdruck einer vom Querschnitt mit Dekrement fortgeleiteten Erregungswelle ansehen.

VIII. Elektromotorische Wirkungen.

Von elektromotorischen Wirkungen einzelner Zellen sind nur wenig Tatsachen bekannt. Jedes lebende Gebilde zeigt elektrische Wirkungen, wenn es verletzt oder wenn es erregt ist, und zwar verhält sich die verletzte Substanz oder die erregte negativ zum unverletzten oder ruhenden Zellabschnitt. Ströme, die durch Verletzung erzeugt sind, werden als Demarkationsströme bezeichnet, Ströme, die infolge von Erregungsprozessen auftreten, als Aktionsströme. Demarkationsströme sind schon sehr frühzeitig an verletzten Zellen beobachtet worden (Matteucci, Buff, Hermann). Ob die von Hörmann an Nitellazellen beobachteten Potentialdifferenzen als Aktions- oder als Demarkationsphänomene zu deuten sind, steht dahin. Er hat gefunden, daß in einer lokal gereizten Zelle an ungereizten Punkten ein Potentialabfall zu beobachten ist in dem Sinne, daß ein Strom von der Reizstelle näheren Punkten zu ferneren resultiert. Unbegründet ist die Deutung, die Hörmann dieser Erscheinung gibt. Hierüber siehe oben.

Über die Natur der Wallerschen[1]) „Blaze-currents", Flammströme, das sind elektromotorische Wirkungen lebender Gewebe auf Reizung mit Induktionsströmen hin, sind wir noch nicht unterrichtet. Die Stromrichtungen stehen nicht immer in gesetzmäßiger Beziehung zur Richtung der Reizströme. Wechselnde Reizstromrichtung hat z. B. an der Kristallinse stets vom vorderen zum hinteren Pol gerichteten Blaze-current zur Folge. Bei manchen Geweben ist die Richtung der des Reizstromes gleich.

Auch elektrotonische Erscheinungen beschreibt Hörmann an Nitellazellen. Bei seinen Untersuchungen ist es aber nicht ausgeschlossen, daß es sich lediglich um die Wirkung von Stromschleifen handelt, denn hierauf gerichtete Kontrollversuche hat er nicht angestellt.

IX. Totenstarre.

Wie oben bereits mehrfach erwähnt worden ist, stirbt das Protoplasma durch verschiedene Eingriffe unter der Erscheinung körniger Trübung ab. Diese der Totenstarre der Muskeln häufig verglichene Erscheinung (Kühne[2]))

---

[1]) A. D. Waller, Proc. Roy. Soc. **66**, 317, 67, 439, 1900; **71**, 184 (mit A. H. Waller) 194, 1903; Journ. of Physiol. **26**, I, 1900; **28**, XLII, 1902; Compt. rend. **131**, 485, 1173, 1900; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, 412. Durig, Proc. Roy. Soc. **71**, 212, 1903. — [2]) W. Kühne, Unters. 1864.

ist von Verworn [1]) an abgeschnittenen hyalinen Pseudopodien von *Hyalopus Dujardinii* näher untersucht worden.

Er hat beobachtet, daß das vollkommen homogene und hyaline Protoplasma beim Absterben in sich eine Flüssigkeit in Form äußerst feiner Vacuolen zu sondern beginnt, so daß es eine feinwabige Struktur annimmt. „In den Wabenwänden sammelt sich das Protoplasma zu klumpigen Anhäufungen, deren Verbindungsstrecken zerreißen. Infolgedessen platzen die Vacuolen, und das Protoplasma der Wabenwände zieht sich zu isolierten Klümpchen und Kügelchen zusammen, die nur noch lose aneinander gehalten werden durch eine äußerst feine, schleimartige, dem Inhalt der Vacuolen entstammende Substanz." Wie bereits erwähnt worden ist, hat Verworn ähnliche Wabenbildungen bei der Kontraktion der Pseudopodien beobachtet, so daß er zu dem Schlusse kommt, daß der körnige Zerfall der Ausdruck einer übermaximalen kontraktorischen Erregung sei.

---

[1]) Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 63 (1896); vgl. auch K. Kölsch, Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontogen.) 16, 273, 1902.

Die Flimmerbewegung

von

Otto Weiss.

Zusammenfassende Darstellungen:

Purkinje et Valentin, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui in membranis cum externis, tum internis animalium plurimorum et superiorum et inferiorum ordinum obvio. Commentatio physiologica. Vratislaviae 1835. 4°.

G. Valentin, Die Flimmerbewegung, Wagners Handwörterbuch der Physiologie 1, 484 bis 516, 1842.

Th. W. Engelmann, Flimmerbewegung, Hermanns Handbuch der Physiologie 1, 380 bis 408, 1879.

Derselbe, Cils vibratils, Richets Dictionnaire de physiologie. C. 785 bis 799, 1898.

A. Pütter, Die Flimmerbewegung, Ergebnisse der Physiologie 1, 1 bis 102, 1903.

Unter Flimmerbewegung soll im folgenden verstanden werden die Bewegung der Gebilde, die man als Cilien oder Wimpern, als Membranellen, undulierende Membranen, als Geißeln, Tentakeln, Cirren bezeichnet, soweit diese Gebilde Anhänge einer Zelle sind.

I. Vorkommen.

Die Flimmerbewegung findet sich vorwiegend im Tierreich, wo sie nur den Nematoden, Akanthokephalen und Arthropoden fehlt. Bei den Pflanzen findet sie sich in den Zoosporen und Spermatozoen der Algen und Pilze, bei den Spermatozoen der Characeen, Muscineen und Gefäßkryptogamen, endlich bei den Schizomyceten.

Von Körperstellen, an denen die Flimmerbewegung stattfindet, ist aufzuzählen: Bei den Protozoen bildet der Flimmerapparat teils eine kontinuierliche Bekleidung des ganzen Körpers, teils ist er auf bestimmte Körperstellen beschränkt. Bei den Metazoen flimmert die Oberfläche der Eier und Embryonen vieler Wirbelloser, vieler Fische und Amphibien, die Epidermis von Cölenteraten und Würmern, Echinodermen und Mollusken, der Verdauungskanal der Cölenteraten, Würmer, Echinodermen und Mollusken, endlich der Fische und Amphibien. Eine kontinuierliche Auskleidung mit flimmernden Zellen besitzt der Respirationskanal der Mollusken, Amphibien, Fische, Vögel und Säugetiere; der Urogenitaltraktus der Vertebraten und vieler anderer Tiere ist ebenfalls mit Flimmerepithel bekleidet. Es ist noch zu erwähnen, daß in der Klasse der Fische die Schwimmblase der Ganoiden einen kontinuierlichen Besatz mit Flimmerzellen besitzt. Während der Laichzeit findet

sich beim Froschweibchen auf dem Peritoneum streckenweise Flimmerepithel (E. Neumann[1]). Dasselbe kommt auch bei Säugetieren während der Brunstzeit vor (Morau[2]).

Bei Anneliden können die Darmepithelien Fortsätze durch das Peritoneum ausstrecken, das an diesen Stellen schwindet. Dann treibt die Zelle auch an den Durchbruchsstellen Flimmerhärchen, so daß sie nun auf zwei Fronten flimmert (Eisig[3]).

Auch flimmernde Sinnesorgane gibt es z. B. bei Plathelminthen.

Im menschlichen Organismus ist Flimmerepithel an folgenden Stellen regelmäßig vorhanden; auf der Schleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen, im Tränensack und Tränenkanal, in der Eustachischen Röhre und der Paukenhöhle, im oberen Teile des Pharynx, im Larynx von der Epiglottis an (aber nicht an den echten Stimmbändern), in der Trachea und den Bronchien. Ferner findet es sich im Uterus, im Ovidukt, auf dem Parovarium, der Epididymis, im Zentralkanal des Rückenmarks und in den Hirnventrikeln. Im embryonalen Leben, und zwar in der Zeit des vierten bis siebenten Monats flimmert der Ösophagus, die Mundhöhle und der Magen.

II. Anatomisches.

1. Cilien.

Die Cilien sind Zellanhänge, die in der Regel wie schlanke, glatte Härchen aussehen. Sie verjüngen sich gewöhnlich nach dem freien Ende zu. Ihre Dicke ist oft nicht meßbar, selten größer als 0,0003 mm. Die Länge der Cilien schwankt in sehr weiten Grenzen. Sie ist z. B. beim Menschen im Nebenhoden 0,022 bis 0,033, in der Trachea 0,003 bis 0,005 mm. Das proximale Ende der Cilie ist häufig verdickt — Bulbus der Cilie — (Engelmann[4]).

Außer diesen „typischen" Cilien kommen noch solche vor, die sich nach der Spitze zu nicht verjüngen, sondern nahezu zylindrisch sind.

Von feineren Differenzierungen der Cilie ist im lebenden Zustande nichts zu bemerken. Über Struktureigentümlichkeiten liegen daher nur wenig Angaben vor. Stuart[5]) und Fol[6]) beschreiben an Aplysia und an Molluskenlarven Querstreifungen der Cilien. Beobachtungen von Kunstler[7]) und Fisch[8]) über Querstreifungen und körnige Strukturen sind wohl auf postmortale Veränderungen zurückzuführen (Fischer[9]). Plenge[10]) sah Körnelungen an Geißeln, sowie einen Achsenfaden mit seitlichem bandförmigen Saum. Durch Einwirkung von chemischen Agentien und von Farbstoffen kann man Körnelungen erzeugen (Prowazek[11]), Bütschli[12]). Auch das Ab-

---

[1]) E. Neumann, Arch. f. mikr. Anat. 11, 354, 1875. — [2]) Morau, zitiert nach Pütter, Erg. d. Physiol. — [3]) H. Eisig, Fauna und Flora des Golfs von Neapel 16 (1887). — [4]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 23, 505, 1890. — [5]) A. Stuart, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 15, 94, 1865. — [6]) H. Fol, Lehrb. d. vergl. mikr. Anat., 1906. — [7]) Kunstler, zit. n. Maier, Arch. f. Protistenkunde 2, 73, 1903. — [8]) C. Fisch, Zeitschr. f. wiss Zoolog. 42, 47, 1885. — [9]) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 26, 187, 1894. — [10]) H. Plenge, Verh. d. naturh.-med. Ver. z. Heidelberg, N. F. 6, 217, 1899. — [11]) S. Prowazek, Arbeiten aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien 12. — [12]) O. Bütschli, zit. n. Pütter, Erg. d. Physiol. 2, 1, 1903.

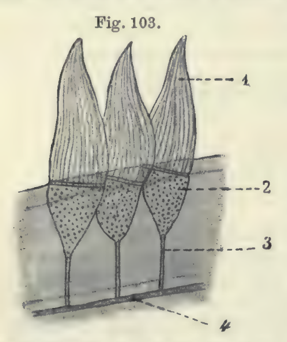
heben einer Hüllmembran ist von Seligo[1]) beobachtet worden. Wie weit diese Bilder von präformierten Struktureigentümlichkeiten herrühren, weiß man nicht.

Im lebenden Zustande sind die Cilien und Geißeln vollkommen homogen, sehr stark lichtbrechend, doppelt brechend, und zwar positiv einachsig. Die optische Hauptachse fällt mit der Längsachse der Cilien zusammen (Engelmann[2]). Dies sind die einzigen physikalischen Eigenschaften, die uns von den Cilien sicher bekannt sind.

2. Cilienkomplexe[3]).

Abgeplattete konische Cilien, wie sie sich z. B. bei den Embryonen von Bivalven und bei vielen Protozoen (Fig. 103) finden, bestehen aus mehreren miteinander verschmolzenen Cilien. Das läßt sich durch Einwirkung von Chemikalien beweisen, durch die das plättchenartige Gebilde in einzelne Cilien gespalten wird.

Fig. 103.



Die Membranellen der adoralen Zone von Stentor.
1 Wimperplatten. *2* Basallamelle. *3* Endfaden. *4* Basalfibrille. — Nach Schuberg und Gruber.

Ähnliche Verhältnisse findet man bei den Membranellen, bei den undulierenden Membranen, den Ruderplättchen der Ktenophoren, auf den Schwänzen vieler Spermatozoen. Diese Gebilde sind aus feinsten Fibrillen von etwa 0,0002 mm Durchmesser zusammengesetzt, die durch eine homogene Kittsubstanz verbunden sind (Engelmann[4]), Kleinenberg[5]), Schuberg[6]), Schneider[7]), Vignon[8]), Stevens[9]), Ballowitz[10]). Die Länge kann sehr beträchtlich sein, bei den Ruderplatten der Ktenophoren beträgt sie z. B. oft mehr als 2 mm. Zu bemerken ist, daß es auch homogene undulierende Membranen gibt.

3. Zusammenhang der Cilien mit dem Zellkörper.

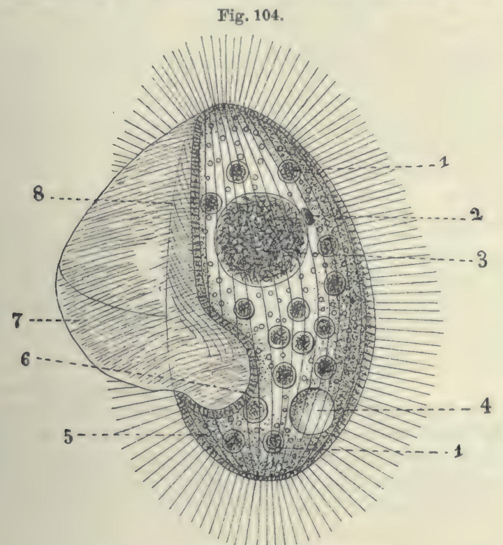
Der Zusammenhang der Cilien mit dem Zellkörper hat die Morphologen von jeher interessiert. Es hat sich gezeigt, daß die Cilien stets mit dem Protoplasma des Zellkörpers in Verbindung stehen. Ist eine Zellmembran — Cuticula — vorhanden, so wird sie von den Cilien durchbohrt. Häufig

---

[1]) A. Seligo, Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen 4, 145, 1887. — [2]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 452, 1875. — [3]) Literatur bei H. N. Maier, Arch. f. Protistenkunde 2, 73, 1903. — [4]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 25, 538, 1881. — [5]) N. Kleinenberg, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 44, 1, 1886. — [6]) A. Schuberg, Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., 4, 197, 1891. — [7]) K. C. Schneider, Lehrb. d. vergleichenden Histologie d. Tiere, 1902. — [8]) P. Vignon, Arch. d. zool. exp. et gén. Ser. III, 11, 371, 1901. — [9]) Stevens, Proc. Californ. Acad. of Sciences, III. Ser., Zool. 3 (1901). — [10]) E. Ballowitz, Arch. f. mikr. Anat. 32, 401, 1888; Arch. f. d. ges. Physiol. 46, 433, 1890; Zeitschr. f. wiss. Zoologie 52, 217, 317, 1890; 60, 458, 1895.

findet sich in dem Zellteil, der die Wimpern trägt, eine von dem übrigen Zellkörper verschiedene Zone, die man mit Crusta (Engelmann[1]) bezeichnet. Sie ist zeitweilig für eine von der Zelle gesonderte Cuticula gehalten worden, ehe man erkannte, daß sie nur einen Teil der Zellen bildet. Von dem übrigen Zellprotoplasma unterscheidet sie sich durch ihr optisches Verhalten. Sie besteht oft aus ganz hyalinem Protoplasma, das sich scharf von dem körnigen Protoplasma der übrigen Zelle abhebt. Die Crusta findet sich nicht bei allen Flimmerzellen. Kenntnisse über ihre physiologische Bedeutung

Fig. 104.



Pleuronema chrysalis.
1 Nahrungsvacuole. *2* Mikronucleus. *3* Makronucleus. *4* Pulsierende Vacuole. *5* Cytopyge. *6* Cytopharynx. *7* Undulierende Membran. *8* Peristomrand. — Nach Schewiakoff.

haben wir nicht, jedenfalls ist zum Zustandekommen der Cilienbewegungen eine Crusta nicht unbedingt nötig. Die Art, wie die Wimpern sich in die Zellen einpflanzen, ist neuerdings von Studnicka[2]) übersichtlich dargestellt worden. Man kann sechs Typen der Cilienimplantation unterscheiden: 1. Die schlanke Cilie verbindet sich ohne besondere morphologische Merkmale mit dem Zellprotoplasma. In einiger Entfernung von der Implantationsstelle zeigt sich im Zellprotoplasma eine knötchenförmige Verdickung, mit der die Cilie in Verbindung steht, das Basalkörperchen. 2. Zu diesem anatomischen Bilde kommt eine wirkliche Cuticula auf der Zelle, die von den Cilien, wie erwähnt, durchbohrt wird. 3. Die Basalkörperchen liegen an der Oberfläche. Sie bilden eine morphologisch gesonderte Schicht, die für eine Cuticula ge-

[1]) Th. W. Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 321, 1868. — [2]) F. K. Studnicka, Sitzungsber. d. böhm. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., 1899.

halten werden kann. 4. Die Basalkörper liegen außerhalb der Zelle. 5. Dasselbe Bild, nur sind die Basalkörper mit den Cilien noch durch besondere Organe, die man als Fußstäbchen oder Verbindungsstücke bezeichnet, verbunden. 6. Dasselbe Bild, nur verändert durch die Existenz einer Cuticula.

Es kommt sehr vielfach vor, daß von den Cilien in den Zellkörper hinein Ausläufer sich erstrecken, die sich im Zusammenhange mit der Cilie isolieren lassen. Sie sind von Engelmann[1]) als Wimperwurzeln bezeichnet worden. Diese sind optisch isotrop, nur bei den Bivalven positiv einachsig anisotrop. Ihre physiologische Bedeutung ist dunkel. Man hat in ihnen Widerlager für die Cilien erblicken wollen. Verworn[2]) bemerkt, daß sie Stoffstraßen sein könnten, die die Cilien mit dem Zellkern in Beziehung setzen.

Auch Verbindungen der Cilien mit dem Kern hat man mehrfach beobachtet. Plenge[3]) ist es gelungen, die Geißel der Mycetozoen im Zusammenhange mit dem Kern zu isolieren. Die physiologische Bedeutung einer solchen Verbindung ist nicht bekannt.

4. Zahl der Cilien.

Die Zahl der Cilien, die sich auf einer Zelle befinden, ist verschieden. Bei vielen geißeltragenden Infusorien findet sich nur ein Zellanhang, die Geißel, bei anderen mehrere, bei den Wimperinfusorien steigt ihre Zahl auf viele tausend, bei den Zellen der Metazoen endlich ist die Zahl im allgemeinen proportional der Zellengröße; sie kann mehrere hundert Cilien auf einer Zelle ausmachen.

5. Anordnung der Cilien.

Auch die Anordnung der Cilien ist verschieden. Sie stehen häufig in parallelen Reihen einander gegenüber oder in Quincunxform angeordnet, z. B. bei den Kiemenepithelien der Bivalven, bei den Rotationsorganen der Rotiferen, bei den Cilien der Vorticellen. Die Cilienstellung ist oft sehr charakteristisch, so daß sie z. B. bei Flagellaten- und Ciliaten-Infusorien zur Klassifikation dient.

III. Chemische Eigenschaften der Cilien.

Wie man erwarten kann, ist bei so winzigen Gebilden unsere Kenntnis von ihrer chemischen Zusammensetzung außerordentlich gering. Das Wenige, was bekannt ist, ist so wenig charakteristisch für gerade diese Gebilde, daß wir über das chemische Geschehen bei ihrer Funktion hierdurch nichts erfahren können.

Die Cilien sind quellbar in destilliertem Wasser, wie alle lebenden Gebilde, sie blähen sich bei Erwärmung über 55° auch dann, wenn sie sich in ein wenig hypertonischen Lösungen befinden. Wie zu erwarten ist, geht die Quellung mit einer Abnahme des Lichtbrechungsvermögens einher, und zugleich zeigt sich eine Verkürzung der Cilien, die bis zur Hälfte ihrer Länge gehen kann. In Alkalien und Säuren lösen sich die Cilien auf. Die Salze der Schwermetalle, ferner Äther, Alkohol, Chromsäure und ihre Salze, Osmiumsäure, Gerbsäure

---

[1]) Th. W. Engelmann, a. a. O. Hier die ältere Literatur. — [2]) M. Verworn, zitiert nach Pütter, 1903. — [3]) H. Plenge, Verh. d. naturh.-math. Ver. Heidelberg, N. F., 6, 217, 1899.

fixieren sie. Sie geben die Xanthoproteïnsäurereaktion, färben sich im toten Zustande mit Eosin, Anilinblau und anderen das Protoplasma diffus färbenden Farbstoffen. Sie sind also nach dem Gesagten eiweißreiche Organe. Über die quantitative Zusammensetzung sind wir gar nicht unterrichtet.

IV. Erscheinungsweise der Flimmerbewegung.

1. Modus der Cilienbewegung[1]).

Die Bewegung der Cilien besteht in einem Hin- und Herschwingen des Härchens um den Anheftungspunkt an der Zelle. Sind viele Wimpern auf einer Zelle, so erfolgen ihre Schwingungen, wenigstens bei den Metazoen, in parallelen Ebenen, die in der Regel senkrecht zur Zellenoberfläche stehen. Stehen die Zellen in Reihen, so geschehen die Schwingungen parallel diesen Reihen. So ist es z. B. bei dem Darmepithel, dem Epithel des Atmungsapparates, des Urogenitalapparates und bei den Schwimmplatten der Ktenophoren. Die Schwingungen können aber auch senkrecht zur Richtung der Reihen erfolgen. Das finden wir z. B. bei den Nebenkiemenzellen der Muscheln und bei den Flimmerorganen der Rädertiere.

Es kommen auch Bewegungen vor, bei denen die Cilie außer deren Schwingen in toto sich noch schlängelt, z. B. im Nebenhodenepithel der Säuger (Becker[2]), in den Exkretionsorganen der Würmer (Kaiser[3]), bei *Trichoplax adhaerens* (F. E. Schulze[4]). Auch isolierte (nickende) Bewegungen des distalen Cilienendes kann man beobachten, z. B. bei Ktenophoren (Chun[5]), bei Cirren von Hypotrichen (Prowazek[6]).

Bei den Protozoen sind die Bewegungen aber oft nicht so einfach. Hier bildet nach Pütter[7]) das Schwingen in einer Ebene die Ausnahme, so daß also die Cilie ihre Bewegung in der Oberfläche eines Rotationskörpers ausführt.

Periode des Cilienschlages. Das einmalige Hin- und Herschwingen bezeichnet man als die Periode des Cilienschlages. Um sie näher zu untersuchen, muß man zuvor die Ruhelage der Cilie bestimmen. Das geschieht durch Lähmung der Bewegung mit narkotisierenden Mitteln. Es hat sich gezeigt, daß die Cilien im Ruhezustande bei den verschiedenen Flimmerorganen verschiedene Lagen haben. In der Rachenschleimhaut des Frosches sind sie alle geneigt nach der Richtung des wirksamen Schlages, und zwar um 25 bis 30^0 gegen die Senkrechte auf der Zellenoberfläche (Engelmann[8]). Meist sind sie gerade, seltener konkav gegen die Richtung des wirksamen Schlages gekrümmt. So ist es z. B. bei Oligochaeten (Hoffmann[9]). Bei den Mollusken hingegen finden sich stark konkav oder konvex gegen die Richtung des wirksamen Schlages gekrümmte Cilien (Engelmann).

---

[1]) Vgl. Valentin, a. a. O.; Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 334, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 436, 1875; Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle, 1867. Engelmann in Diction. d. physiol., 1898. Pütter in Erg. d. Physiol. 1903. — [2]) O. Becker, Moleschotts Unters. z. Naturl. 2, 71, 1857. — [3]) J. E. Kaiser, Bibl. Zoologic. 6, II, 1893. — [4]) F. E. Schulze, Abh. d. Königl. preuß. Akad. d. Wiss. 1891. — [5]) K. Chun, Fauna u. Flora des Golfs von Neapel I (1880). — [6]) S. Prowazek, Arb. a. d. zoolog. Institut Wien 14 (1902). — [7]) A. Pütter, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl., S. 243. — [8]) Th. W. Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 321, 1868. — [9]) R. W. Hoffmann, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 64, 335, 1899.

Ganz anders verhalten sich die Schwimmplättchen der Ktenophoren (Verworn[1]), sie haben eine doppelte Krümmung. Die Basis ist stark konvex gegen die Richtung des wirksamen Schlages, ihre Spitze konkav, aber schwächer gekrümmt. Im Ruhezustande sind sie entgegen der Richtung des wirksamen Schlages geneigt. Bei *Urostylis glandis* gibt es zwei Formen, die als Ruhestellungen gedeutet werden (Verworn[2]).

Wenn die Wirkung des narkotisierenden Mittels auf die Flimmerzelle verschwindet, zeigt sich bei den meisten Wirbeltieren zuerst eine langsame Schwingung des Flimmerhaares. Dieser folgt eine weit schnellere in entgegengesetzter Richtung (*Rhythmus trochaicus*[3]), und so geht es weiter, indem nun langsame und schnelle Schwingungen alternieren. Die erste Schwingung aus der Ruhelage erfolgt immer so, daß die Neigung gegen die Vertikale aufgehoben wird, die auf der Zellfläche im Anheftungspunkt der Cilie errichtet wird. Die langsamen und schnellen erfolgen nach entgegengesetzten Richtungen, aber so, daß nach einer bestimmten Richtung immer die schnelle, in der anderen immer die langsame Schwingung erfolgt. Die Richtung der schnelleren Schwingung ist die, in der ein Effekt erzielt wird. Die Schwimmplatten der Ktenophoren verhalten sich anders, hier erfolgt aus der Ruhelage zuerst die schnellere Schwingung, darauf die langsamere. (*Rhythmus jambicus*[3]).

Die Periode des Cilienschlages setzt sich nach dem Gesagten aus zwei Phasen zusammen, die man Vorschwingung — Schwingung nach der wirksamen Richtung — und Rückschwingung nennt. Die Vorschwingung ist in der Regel die schnell, die Rückschwingung die langsamer erfolgende. Bei den Muscheln und Infusorien kommt vielfach plötzliches Wechseln des Rhythmus vor.

Bei der Bewegung bleiben die Cilien entweder geradlinig gestreckt oder sie krümmen sich wie ein Finger (*Motus uncinatus*[3]). Auch S-förmige Krümmungen sind an geschädigten Froschösophaguscilien beobachtet. Reine Pendelbewegungen von Cilien hat Engelmann[4]) bei *Perca fluviatilis* an den langen und starren Haaren der Hörleiste kurz vor dem Absterben gesehen.

Bewegung beim Absterben. Die Modifikationen der Bewegung, die sich beim Absterben einstellen, hat Engelmann[5]) untersucht. Am längsten erhält sich in der Regel der Basalteil der Cilie, er bewegt sich oft noch, wenn der übrige Teil des Haares schon einer Art Totenstarre verfallen ist. In diesem Stadium sind die Bewegungen hakenförmig. Stirbt das Basalstück zuerst ab, so wird die Bewegung pendelnd. Auf unsymmetrisches Absterben führt Engelmann die Erscheinungen zurück, daß das Haar seine Bewegungsebene ändert. Die Bewegung wird beim Absterben langsamer. Das Schlagen der Cilien in geschädigten Zellen hat auch Bergel[6]) beobachtet. Er hat an den sogenannten Schmidtschen Flimmerkörpern, Resten von Flimmerzellen, die man im Ösophagusschleim von Fröschen nach Pilocarpin- oder Curarevergiftungen findet, beobachtet, daß der Vorschwung der Wimpern von dem

---

[1]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 149, 1891. — [2]) Derselbe, Allgem. Physiol., 1901. — [3]) Purkinje u. Valentin, a. a. O. — [4]) Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol. 1898. — [5]) Derselbe, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1867, Nr. 42; Nederlandsch Arch. **3**, 304, 1867. — [6]) Bergel, Arch. f. d. ges. Physiol. **78**, 441, 1900.

einen Zellende her beginnt und ebenso der Rückschwung. Dieser kann bei der ersten Cilie schon eingetreten sein, ehe die letzte ihren Vorschwung beendet hat.

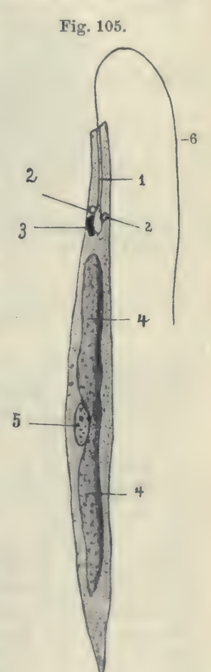
Überleben. Am ausgeschnittenen Flimmerepithel dauert die Bewegung oft noch tagelang an, beim Menschen z. B. bis zu drei Tagen, bei Kaltblütern wochenlang[1]). v. Schumacher[2]) beobachtete, daß Flimmerepithel des Frosches im Rückenlymphsack eines zweiten viele Wochen funktionsfähig bleibt.

Besondere Arten der Flimmerbewegung.

Von der eben geschilderten pendelartigen Bewegung verlaufen sehr verschieden die Bewegungen anderer fadenförmiger Zellanhänge, der Geißeln. Im Anschluß an ihre Bewegungsformen sollen auch die Bewegungen der Zellanhänge erwähnt werden, die nicht Cilien sind.

Geißelbewegung. Anatomisches. Die Geißelbewegung kommt vorwiegend bei den Flagellaten vor. Die Geißeln sind fadenförmige Gebilde von sehr großer Feinheit. Sie sind in der Regel zylindrisch und in ganzer Länge von gleichmäßiger Dicke. Es gibt aber auch Formen, bei denen gegen das Ende hin eine starke Verjüngung eintritt, so daß die Geißel spitz endigt. Oft ist die Geißel torquiert. Man findet auch bandförmige Geißeln, z. B. bei Myxomyceten, ferner Geißeln, die mit Flimmerhärchen bekleidet sind, sogenannte Flimmergeißeln, endlich Geißeln, die als Peitschengeißeln bezeichnet werden. Diese bestehen aus einem dickeren Stiel, der in eine äußerst feine Geißel, die sogenannte Peitschenschnur, ausläuft. Sie übertrifft häufig den Stiel an Länge um das Zwei- bis Dreifache, z. B. bei *Polytoma uvella* (Loeffler[3]), Fischer[4]). Manche Geißeln sollen eine klebrige Oberfläche haben (Prowazek[5]), Fischer).

Fig. 105.



Euglena elongata.

1 Schlundeinsenkung. *2* Pulsierende Vacuolen. *3* Stigma. *4* Chromatophor. *5* Kern. *6* Geißel. — Nach Lang.

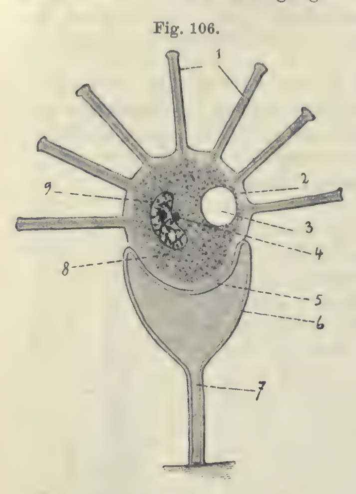
Modus der Bewegung. Die Bewegung der Geißeln besteht in Schlängelung in einer Wellenlinie (*Motus undulatus*[6]). Die Zahl der Schlangenwindungen, in die sich die Geißeln aufteilen, kann bei einer und derselben Geißel wechseln, d. h. die Länge der Welle variiert bei derselben Geißel. Die Geißel kann sich in drei und mehr Wellen teilen; sie kann aber auch nur den Bruchteil einer Welle bilden, so daß sie also wie ein Flimmerhaar in toto schwingt. Diese Schwingung kann in einer Ebene erfolgen, es kommt aber auch vor, daß die Geißel den Mantel eines Kegels durch ihre Bewegung durchläuft (*Motus infundi-*

---

[1]) Vgl. Valentin, a. a. O.; Th. W. Engelmann, Jenaische Zeitschr. **4**, 343, 1868. — [2]) v. Schumacher, Sitzungsber. d. Österr. Akad., math.-naturw. Kl., **110**, 195, 1901. — [3]) F. Loeffler, Zentralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenkunde **6**, 209, 1889. — [4]) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. **26**, 187, 1894. — [5]) S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. Wien **12** (1900). — [6]) Valentin, a. a. O.

buliformis). Dies findet sich bei Schizomyceten. Die Wellen der Geißeln liegen nach Bütschli[1]) nicht in einer Ebene, sondern bilden eine Schraubenlinie, ähnlich wie der Vorticellenstiel. Die Geißeln sind vielfach partiell beweglich. Hierdurch werden ihre Bewegungsformen sehr mannigfaltig, denn es kann einmal nur das proximale oder das distale Geißelende (Bütschli), aber auch jeder beliebige andere Teil der Geißel sich kontrahieren. Hierbei können sogar Schlingenbildungen auftreten (Seligo[2]), Lauterborn[3]), Prowazek[4]). Die beiden Geißelpaare von *Gyromonas ambulans* sind zwiefacher Bewegungen fähig. Einmal des gewöhnlichen Geißelschlages; ferner können sie versteift und wie steife, stelzenartige Extremitätenpaare zur Lokomotion benutzt werden (Seligo[5]).

Fig. 106.



Schema eines Suktoriums.
1 Saugröhren, Saugtentakel. *2* Ektoplasma. *3* Pulsierende Vacuole. *4* Mikronucleus. *5*, *6* Wand-, *7* Stiel des Gehäuses. *8* Endoplasma. *9* Makronucleus. — Nach Lang.

Bandgeißel der Noktiluken. Die Bandgeißel der Noktiluken ist ein protoplasmatischer breiter, flacher Zellenanhang. An der Seite, die dem Peristom zuliegt, hat sie eine Rinne, an dieser Seite ist sie quergestreift und kontraktil. Die Kontraktilität kann in Längs- und Querrichtung erfolgen. Ihre Erscheinungsweise ist träge, sowohl die Kontraktion als auch besonders die Expansion.

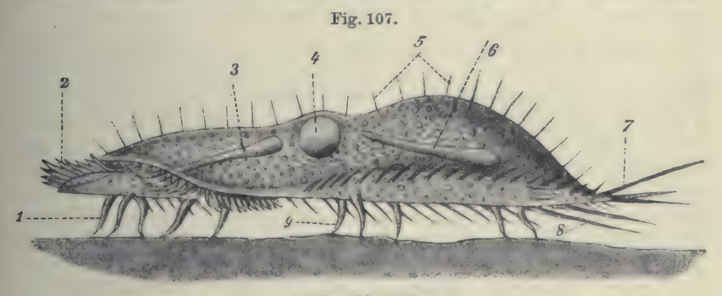
Tentakeln der Suktorien. Die Tentakeln der Suktorien sind an dem freien Ende offene, mit einer Zellcuticula bekleidete röhrenförmige Fortsätze des Zelleibes. In ihrer Längsachse werden sie von einem Kanal durchzogen. Sie machen hin und her pendelnde Bewegungen, deren Ursache vermutlich in der Wurzel der Tentakeln liegt. Die Bewegungen können durch Reize, z. B. Berührung eines Beutestückes, ausgelöst werden, sie können aber auch in scheinbar spontanem rhythmischem Hin- und Herschwingen bestehen. Zweitens können die Tentakeln ihre Form dauernd verändern. Die Veränderungen können bestehen in einer Krümmung, die meist gegen benachbarte Tentakeln gerichtet ist. Das kommt vor, wenn eine Beute an einem Tentakel hängen geblieben ist. Es werden aber auch viel kompliziertere Bewegungen beobachtet. Man kann sie mit den Bewegungen vergleichen, die ein Regenwurm macht, dessen eines Ende fixiert ist. Auch Retraktionsbewegungen können diese Tentakeln ausführen. Gewöhnlich werden sie dabei in den Plasmakörper unter schraubiger Torsion eingezogen. Die Expansionsbewegung

[1]) O. Bütschli, Protozoen. Bronns Klassen v. Ordn., 1889. — [2]) A. Seligo, Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 4, 145, 1887. — [3]) R. Lauterborn, Zeitschr. für wiss. Zoolog. 60, 236, 1895. — [4]) S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 12 (1900). — [5]) A. Seligo, a. a. O.

erfolgt auch hier langsamer als die Kontraktionsbewegung. Eine eigenartige Bewegungsform zeigt die Tentakel von *Asellicola digitata*. Hier fehlt der Tentakelspitze die Cuticula. Dieses freie Stück kann sich ein- und ausstülpen.

Cirren. Cirren oder Springborsten nennt man die starren Anhänge, wie sie sich an den Leibern der hypotrichen Infusorien finden. Sie stehen in der Regel still und werden nur zum Zwecke der Lokomotion bewegt. Die Aftercirren zeigen keine Formänderung während des Schlages. Der Querschnitt dieser Cirren ist in der Regel dreieckig. Hierher gehören auch die „säbelförmigen" Cilien der Beroiden. Sie umgeben die Mundöffnung

Fig. 107.



Stylonychia mytilus.

1 Stirncirren. 2 adorale Zone. 3 vorderer zuführender Kanal der (4) pulsierenden Vacuole. 5 dorsale Borsten. 6 hinterer zuführender Kanal der pulsierenden Vacuole. 7 Schwanzborsten. 8 Aftercirren. 9 Bauchcirren. — Nach Lang.

dieser Tiere und bewegen sich nur, wenn das Tier Beute aufgenommen hat. Dann dienen sie als Widerhaken und hindern so die Nahrung am Herausgleiten aus dem Munde des Tieres. Die Bewegung besteht in einem Umknicken der Cilie an der Basis, ohne daß die Form sich ändert. Kombinationen von Cilienbewegung und Cirrenbewegung beschreibt Plate [1]) bei Rotatorien. Hier kommt sowohl der *Motus uncinatus* vor, als auch dieselbe Bewegungsform wie bei den säbelförmigen Cilien der Rippenquallen.

2. Richtung des wirksamen Schlages.

Die Richtung des wirksamen Schlages ist nicht immer die gleiche. Der wirksame Schlag erfolgt stets in derselben Richtung bei den meisten Metazoen; bei dem motorischen Wimperapparat der Protozoen hingegen ist sie, wie schon angedeutet, fast ausnahmslos umkehrbar. Es zeigt sich z. B. in der Umkehr der Schwimmrichtung bei vielen Flagellaten und Ciliaten. Dasselbe findet man an den Nebenkiemen der Muscheln [2]), an den Ausströmungsöffnungen der Schwämme, ferner bei den Actinien, bei den Ruderplatten der Ktenophoren (Engelmann [3]).

3. Schwingungsamplitude.

Die Schwingungsamplitude ist sehr verschieden groß, auch bei ein und derselben Spezies von Zellen. Sie ist gewöhnlich 25° bis 50°, kann aber bis

[1]) H. Plate, Beitr. z. Naturgesch. d. Rotat. Diss. Jena 1885. — [2]) Purkinje u. Valentin, a. a. O. — [3]) Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 476, 1868.

über 90° betragen. Die Schwingungen erfolgen um eine Lage der Cilie, die gegen die Vertikale in dem Anheftungspunkt der Cilie nach der Richtung des wirksamen Schlages geneigt ist. Die Amplituden der Schwingungen sind unter gegebenen Bedingungen sehr konstant bei allen permanent schlagenden Cilien, die nicht unter dem Einfluß einer Art nervösen Prozesses stehen. Sehr wechselnd sind sie bei den Organismen, die sich der Wimperbewegung zur Lokomotion bedienen. Hier ist eine sehr feine Abstufung der Schwingungsamplitude möglich; die Feinheit der Abstufung macht den Eindruck der Zweckmäßigkeit.

4. Rhythmus.

Manche Cilien schlagen permanent; das findet sich bei allen Wirbeltieren (Engelmann[1]), ferner bei den Peristomwimpern der Ciliaten. Bei diesen Cilien ist der Rhythmus wie die Amplituden der Schwingungen unter konstanten Bedingungen konstant. Das ist nicht der Fall bei vielen anderen Spezies. Hier finden sich Sistierungen der Flimmerbewegungen, so bei den Schwämmen, bei denen es Häckel[2]) beobachtete, bei dem Räderapparat der Rädertierchen, den Schwimmplättchen der Ktenophoren, dem Wimperkranz der Polychaetenlarven, bei den Geißeln der Flagellaten. Nur auf Reize hin schlagen die säbelförmigen Cilien der Ktenophoren[3]), die Sprungcirren der Hypotrichen.

5. Periodendauer.

Die Periodendauer der Bewegung ist bei den Tierspezies konstant für jede Spezies. Einige Frequenzen seien hier aufgezählt: die Bandgeißel der Noktiluken macht 5 Schläge pro Minute (Vignal[4]), die lange Geißel einer Monasform 78 Schläge, die kurze 94, die Geißeln von Polytoma 29 Schläge, von *Euglena viridis* 2, von Oikomonas 14 pro Minute (Prowazek[5]). Die Cilien von *Leukandra aspera* und von *Sykon raphanus* und *compressus* (Bidder[6]) 10 Schläge pro Sekunde, die Wimpern des Froschrachenepithels 12 Schläge pro Sekunde (Engelmann[7]), nach Martius[8]) 10 bis 14 im Minimum, 11 bis 17 im Maximum. Um die Schwingungsdauer festzustellen, hat Martius eine einfache stroboskopische Methode ausgearbeitet.

6. Geschwindigkeit.

Bei einem schwingenden stäbchenförmigen, an einem Endpunkte fixierten Gebilde kann man nicht eigentlich von einer Geschwindigkeit der Bewegung reden, denn einmal wechselt diese mit jeder Phase der Bewegung, und außerdem ist es klar, daß ein stäbchenförmiges Gebilde, das um einen festen Punkt als Drehpunkt schwingt, an seinen verschiedenen Punkten eine verschiedene Geschwindigkeit haben muß. Wenn man die Geschwindigkeit des Wimpernschlages durch die Zeit bestimmt, die die Cilie braucht, um einen Schlag

---

[1]) Th. W. Engelmann, Herm. Handb., 1879; Dict. d. physiol., 1898. — [2]) E. Häckel, Die Kalkschwämme, 1872. — [3]) K. Chun, a. a. O. — [4]) W. Vignal, Arch. d. physiol. norm. d. path., Ser. 2, 5, 415, 1878. — [5]) S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Jnst. d. Univ. Wien 12 (1900). — [6]) G. Bidder, Quart. journ. micr. Science 5, 9, 1896. — [7]) Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 341, 1868. — [8]) Martius, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1884, Suppl., S. 456.

nach einer Richtung auszuführen, so zeigen sich die schon erwähnten Unterschiede in den beiden Schlagrichtungen. So ist z. B. am Froschrachenepithel die Geschwindigkeit des Vorschwunges fünf- bis sechsmal so groß wie die der Rückschwingung (Kraft [1]). Sicher ist die Geschwindigkeit, mit der sich die Cilie während der Beugung allein oder während der Streckung allein bewegt, auch nicht konstant. Näheres wissen wir indessen nicht, wie die Cilie sich beim Schwingen von einer Nullage zur andern verhält.

7. Koordination [2]). Isochrones und metachrones Schlagen.

Alle Cilien einer Zelle schlagen bei den Metazoen und bei vielen Protozoen isochron, und diese Koordination wird nur kurz vor dem Tode der Zellen aufgelöst (s. S. 672, 673).

An den flimmernden Schleimhäuten schlagen die Cilien benachbarter Zellen mit gleicher Geschwindigkeit, aber nicht gleichzeitig in gleicher Phase; vielmehr zeigt sich in den flimmernden Häuten eine wellenförmige Fortpflanzung der Bewegung. Diese Erscheinung zeigt sich auch bei den Flimmerorganen der Rädertiere, bei den adoralen Flimmerkränzen der Peri-, Hetero- und Hypotrichen-Infusorien und am Wimperkleide von parasitierenden Ciliaten, z. B. bei Nyctotherus und Konchophthirus. Bei den Ktenophoren läuft die Welle gewöhnlich vom aboralen Körperpol aus ab. Die Plättchen einer Rippe schlagen metachron, und zwar so, daß die aboralen Plättchen den adoral von ihnen gelegenen in der Schwingungsphase voraus sind. Wird die Rippe durchschnitten, so läuft auch eine rückläufige Welle zum aboralen Pole von der Schnittstelle aus ab. Danach schlagen beide Hälften in ihrem eigenen Rhythmus. Berühren sich die Wundränder so, daß die aboralen Plättchen die adoralen beim Schlage berühren können, so kommt der alte Rhythmus wieder zustande. Wird bei intakter Rippe ein Plättchen fixiert, so erlischt die Bewegung an dieser Stelle. Kann dieses Plättchen aber nur geringfügige Bewegungen machen, ohne freilich das nächste orale Plättchen zu berühren, so läuft die Welle dennoch zum oralen Pole ab (Verworn [3]).

Grützner [4]), Just [5]), König [6]), Kraft [7]) haben die Reizleitung im Froschrachenepithel näher studiert. Nennt man die Zellen, die von einem beobachteten Punkte aus entgegen der Richtung des wirksamen Schlages liegen, Oberzellen, die in der Richtung dieses liegenden Unterzellen (Kraft [5]), so zeigt sich, daß die Oberzellen den Unterzellen im Vorschwung und im Rückschwung der Cilien voraus sind, daß also die Reizwelle im Sinne des wirksamen Schlages läuft. Daß eine Reizleitung in der Richtung des Stromes stattfindet, hat schon Grützner aus der Zerklüftung des Flimmerepithels in Längsreihen, sowie aus der Störung geschlossen, die eine lokale Schädigung stromabwärts hervorbringt. Es folgt auch daraus, daß lokal applizierte Reize vorwiegend auf die Unterzellen wirken, aber nur in geringem Grade auf die Oberzellen der nächsten Nachbarschaft, gar nicht auf die Seitenzellen,

---

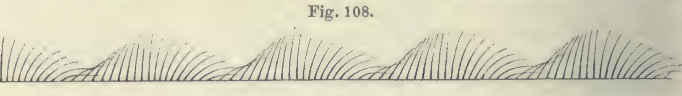
[1]) H. Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890. — [2]) Vgl. Valentin, a. a. O.; Engelmann, Jen.-Zeitschr. 4, 475, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 2, 278, 1869; 11, 477, 1875. — [3]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. — [4]) P. Grützner, Breslauer ärztl. Zeitschr. 4, 62, 1882; Festschr. f. Valentin, 1882. — [5]) A. Just, Biol. Zentralbl. 6, 123, 1886. — [6]) König, zit. n. Kraft. — [7]) H. Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890.

d. h. Zellen, die in einer senkrecht zur Richtung des wirksamen Schlages liegenden Linie gelegen sind.

Der Ablauf der Erregungswelle erfolgt gewöhnlich in einer Ebene, die mit der Schlagebene identisch ist; es kommt aber auch vor, daß die Wellenlinien senkrecht zu dieser Ebene stehen, z. B. bei den Kiemen der Muscheln. Die Richtung, in der die Reizwelle abläuft, ist immer gleichsinnig der Richtung des wirksamen Schlages.

Der optische Eindruck der fortschreitenden Cilienbewegungen besteht ebenfalls in dem Erscheinen einer Welle. Diese kann entgegengesetzt ablaufen wie die Erregungswelle. So läuft z. B. bei den Rippen der Ktenophoren die optische Welle gegen die Richtung des wirksamen Schlages ab, dasselbe zeigt sich bei den Mundwimpern der Heterotrichen. Bei Ciliaten

Fig. 108.



Wimperreihe im Profil. — Nach Verworn.

kommt es vor, daß die Wellen auf den beiden Körperseiten in entgegengesetzten Richtungen ablaufen. Bei den Flimmerorganen, an denen die Richtung des wirksamen Schlages wechseln kann, findet mit diesem Wechsel in der Regel auch eine Umkehr der Richtung der optischen Welle statt, aber nicht immer. Das zeigt auch, daß es sich nur um einen optischen Effekt handelt, der unabhängig ist von dem Ablauf des Reizes in dem Organ (Kraft[1]). Eine einfache Überlegung ergibt, wovon die Richtung der optischen Welle abhängt.

Die Geschwindigkeit, mit der die Reizwelle fortschreitet, ist verschieden. Bei Ciliaten beträgt sie wenige Hundertstel Millimeter in der Sekunde, bei dem Epithel der Muschelkiemen und den Zellen der Vertebraten bis zu fünf Zehntel Millimeter, mehrere Millimeter an den Ruderplatten der Ktenophoren. Sie kann in einer Richtung größer sein als in der anderen. Bei den Ktenophoren z. B. ist sie größer, wenn die Erregungen vom Mundpol herkommen; im allgemeinen findet sich aber keine Differenz (Engelmann[2]).

8. Mechanische Wirkung des Cilienschlages.

Die mechanische Wirkung des Cilienschlages besteht entweder in einer Bewegung des wimpernden Organs selber oder in der seiner Umgebung. Als Bewegungsmechanismen funktionieren die Cilien bei den Ciliaten und Flagellaten, den Ktenophoren, den Turbellarien, Gastrotrichen, Kephalotrichen, bei zahllosen Larven und Eiern, bei fast allen Samenelementen. Als Motore für das umgebende Medium wirken die Cilien, z. B. bei den Ciliaten am Peristom, in den Geißelkammern der Spongien, in den Röhren der Korallen und in vielen anderen Organen. Sie haben die Bedeutung, dem Organismus die Nahrung zuzustrudeln. Eine eingehende mechanische Analyse ist nur bei den Spermatozoen von Hensen[3]) unternommen worden (vgl. dies Handbuch, Bd. II,

[1]) H. Kraft, a. a. O. — [2]) Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol., 1898. — [3]) V. Hensen, Hermanns Handb. d. Physiol. 4 (1881).

S. 52 f.). Sie gilt, ins Räumliche übertragen, für die oben beschriebenen durch Spiralbildung erfolgenden Bewegungen der Geißelträger.

Eine exakte mechanische Analyse der Flimmerbewegung wird großen Schwierigkeiten begegnen. Sie zu versuchen, ist zurzeit schon deshalb nicht angezeigt, weil die mit dem Wimperschlage an der Cilie vor sich gehenden Formveränderungen ebensowenig wie die Geschwindigkeiten in jeder Phase der Bewegung genau bekannt sind. Die Frage aber, wie bei der Bewegung des nach zwei Richtungen abwechselnd schlagenden Gebildes ein Effekt nur nach einer Richtung zustande kommt, kann man unter gewissen Annahmen untersuchen: Die Bewegung des Wimperhaares erfolge z. B. in einer Ebene, das Haar sei gerade und zylindrisch und mache jede halbe Schwingung mit konstanter Geschwindigkeit. Endlich soll die Bewegung in Wasser vor sich gehen. Diese Annahme ist berechtigt, denn jede Wimperbewegung findet im Wasser statt, auch bei den Metazoen, deren Schleimhäute immer einen feuchten Überzug haben.

Ist nun der Widerstand, den ein mittlerer Punkt der Cilie (auf einen solchen soll sich die Betrachtung beschränken) im Wasser findet oder, was dasselbe ist, der Druck, den er auf das Wasser ausübt, p, ist ferner dieser Widerstand proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit, wie es ja in einem Medium von der Natur des Wassers ist, also

$$p = k \cdot v^2,$$

worin k eine Konstante, so ist die bei einer halben Schwingung geleistete Energie E, wenn s die Amplitude der Schwingung ist

$$E = p \cdot s = k \cdot s \cdot v^2,$$

mit anderen Worten, die Energie ist proportional der zurückgelegten Strecke und dem Quadrat der Geschwindigkeit der Bewegung. Der Effekt N ist mithin, wenn die Amplitude in der Zeit t durchlaufen wird,

$$N = \frac{p \cdot s}{t} = k \cdot v^3,$$

d. h. der Nutzeffekt ist proportional der dritten Potenz der Geschwindigkeit. Angewandt auf die Bewegung der flimmernden Cilien der Froschrachenschleimhaut würde das bedeuten, daß beim Vorschwung der Nutzeffekt das 125 fache des Nutzeffektes beim Rückschwung betrage. Somit ist klar, daß die Richtung des schnellen Schlages auch die wirksame Richtung sein muß.

Ein sehr geeignetes Objekt zum Studium der mechanischen Wirkung auf die Umgebung des wimpernden Organes ist die Rachenschleimhaut des Frosches. Wenn man feine Partikel von Kohle oder chinesischer Tusche auf diese Scheimhaut bringt, so sieht man, wie sie sich schnell nach dem Schlund zu bewegen und in ihm verschwinden. Die Richtung, in der diese Objekte bewegt werden, ist parallel der Ebene, in der die Wimpern schlagen, und gerichtet im Sinne des schnelleren Schlages. Das ist ganz allgemein so. Bewegt sich umgekehrt die Zelle selber durch die Bewegung der Wimpern, so geht natürlich die Richtung ihrer Bewegung in der Richtung vor sich, die der schnellen Phase des Wimpernschlages entgegengesetzt ist.

Man kann als allgemeine Gesetzmäßigkeit der Bewegungsrichtung an Organen, die mit einem Flimmersaum bekleidet sind, feststellen, daß alle

exkretorischen Apparate nach außen flimmern, so der Atmungsapparat, der Urogenitalapparat; nach innen dagegen flimmert der Verdauungskanal. Bei den Rädertieren und Infusorien flimmert an der Mundöffnung ein kreisförmiger Wimpersaum oder ein spiraliger. Durch die Flimmerbewegung wird so eine Flüssigkeitsströmung erzeugt, die in den Leib des Tieres hinein gerichtet ist.

Um die Geschwindigkeit, mit der Objekte durch die Flimmerschleimhaut bewegt werden, zu messen, hat Kistiakowsky[1]) einen Kokonfaden verwandt, der an der Spitze ein Lacktröpfchen trug. Dieser wurde auf die Flimmerschleimhaut gelegt und seine Bewegung beobachtet. Calliburcès[2]) und Cl. Bernard[3]) haben zur Beobachtung einen feinen drehbaren Zylinder verwendet, dessen Drehungsachse senkrecht zur Richtung des wirksamen Schlages lag. Der Zylinder wird durch die Flimmerbewegung gedreht. Die automatische Registrierung dieser Bewegung ist Engelmann[4]) gelungen (Flimmeruhr, Flimmermühle). Er armierte die Achse mit einer Nadel oder mit einem Zahnrade und ließ durch diese einen Kontakt schließen und öffnen. Dies geschah jedesmal, wenn die Umdrehung des Zylinders um 6^0 fortgeschritten war.

Der Nutzeffekt der Flimmerbewegung ist sehr beträchtlich. Er kann für einen Quadratcentimeter Schleimhaut 6,805 g-mm pro Minute betragen, das würde heißen, daß die Zelle ihr eigenes Gewicht in einer Minute um 4,253 m hebt. Bowditch[5]) hat diese Bestimmungen an der Froschrachenschleimhaut ausgeführt, indem er die Schleimhaut mit Gewichten belastete. Wyman[6]) hat später gefunden, daß 1 qcm Rachenschleimhaut des Frosches 336 g in der horizontalen Richtung fortzubewegen vermag. Jensen[7]) hat auf ganz andere Weise die absolute Kraft der Flimmerzelle zu bestimmen versucht. Er machte sich die Eigentümlichkeit der Paramaecien, unter gewissen Bedingungen der Oberfläche des Wassers zuzuschwimmen, zunutze, indem er durch die Zentrifugalmaschine die Tiere am Emporsteigen hinderte. Jensen nimmt nun an, daß der Flimmerapparat des Tieres der Zentralkraft gerade das Gleichgewicht halte, wenn die Tiere im Wasser weder sinken noch steigen. So berechnet er für 1 mg Ciliensubstanz eine Kraft von 368 mg. Die Voraussetzung, daß der Wimperapparat die angegebene Leistung vollführt, ist leider unbewiesen; denn es ist nicht sicher, ob das spezifische Gewicht des Tieres bei dem Versuche konstant bleibt; auch haben die Bestimmungen des spezifischen Gewichtes der Paramaecien methodische Fehler (s. S. 632), so daß man diesen Zahlen nur wenig Wert beimessen darf.

9. Elektrische Erscheinungen.

Von elektrischen Erscheinungen an der flimmernden Rachenschleimhaut des Frosches ist zu erwähnen, daß, wie bei allen Schleimhäuten, die Oberfläche sich negativ elektrisch gegen das untere Gewebe verhält. Die Spannungs-

[1]) Kistiakowsky, Sitzungsber. d. Wiener Akad. **51**, 263, 1865; Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. **4**, 368, 1868. — [2]) J. Calliburcès, Compt. rend. **2**, 638, 1858. — [3]) Cl. Bernard, Leçons sur les tissus vivants, 1866. — [4]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. **15**, 493, 1877. — [5]) H. P. Bowditch, Boston med. and surg. Journal 1876 (zit. nach Engelmann). — [6]) J. Wyman, American Natural. (zit. n. Engelmann). — [7]) P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. **54**, 537, 1893.

differenz zwischen beiden kann 0,01 bis 0,07 Volt betragen. Ob die Flimmerbewegung selbst hiermit etwas zu tun hat, wie Engelmann[1]) zunächst vermutete, ist nicht sichergestellt, ja nicht einmal wahrscheinlich (Biedermann[2]), Engelmann, 1898). Es finden sich nämlich viele Becherzellen im Epithel, und es ist sehr wohl denkbar, daß deren Schleimproduktion zur Entstehung von Demarkationsströmen Veranlassung gibt. Auch Engelmann nimmt an, daß die elektromotorischen Wirkungen nur zum Teil von den Flimmerzellen herrühren können.

Sonstige frei werdende Energie, etwa in Form von Wärme, ist bis jetzt an den Flimmerzellen nicht nachgewiesen worden.

V. Bedingungen für die Flimmerbewegung.

1. Organische Bedingungen für die Flimmerbewegung.

Ursprung des Bewegungsreizes. Die meisten Cilien sind nur in Verbindung mit dem Zellkörper kontraktil; hiervon sind jedoch auch Ausnahmen beobachtet worden (siehe unten). Für die meisten Cilien liegt der normale Reiz zum Schlagen in der Zelle. Das kann man daraus schließen, daß die Cilien derselben Zelle stets isochron schlagen, die benachbarter aber nicht. Der Zellkern ist für die Bewegung nicht erforderlich, denn auch kernlose Zellfragmente zeigen Flimmerbewegung.

Woher der Reiz zur Bewegung stammt, läßt sich nicht sagen. Man hat versucht, bei einigen Spezies dies festzustellen. Verworn[3]) hat vorgeschlagen, daß man den Minimalkomplex, der noch selbständiger spontaner und rhythmischer Bewegung fähig ist, als Flimmerelement bezeichnen solle. Er hat gefunden, daß Cilien sich noch bewegen, wenn sie an ihrem Fuß ein Stückchen Protoplasma, das Basalstück, haben. Das hat er an Protozoen und an Schwimmplättchen der Ktenophoren festgestellt. Peter[4]) hat dasselbe bei Anodonta beobachtet. Daß aber auch isolierte Cilien schwingen können, beobachteten Ankermann[5]) und Kölliker[6]) an Schwänzen von Samenelementen und an Cilien von Paramaecium, Klebs[7]) an abgeworfenen Geißeln von Trachelomonas, Bütschli[8]) bei *Glenoidium cinctum*, Schilling[9]) an Peridineengeißeln, Fischer[10]) an der Geißel von *Polytoma uvella*, an isolierten Geißeln von *Euglena* und an Bakteriengeißeln. Rothert[11]) sah Bewegungen an isolierten Cilien von Zoosporen der Myxomyceten, Prowazek[12]) am distalen Ende von Volvoxgeißeln. Kölsch[13]) hat bei vielen Infusorien Bewegungen von isolierten Cilien gesehen, endlich Mewes[14]) am Schwanzende von Salamanderspermatozoen. Man kann daher mit Pütter[15]) annehmen, daß die Basalkörper nicht absolut notwendig sind

[1]) Th. W. Engelmann, Zentralbl. f. d. med. Wiss., 1868. — [2]) W. Biedermann, Arch. f. d. ges. Physiol. 54, 209, 1893; Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol., 1898. — [3]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. — [4]) K. Peter, Anat. Anz. 15, 271, 1899. — [5]) Ankermann, Zeitschr. f. wiss. Zool. 8, 132. — [6]) Kölliker, Ebenda 7, 243. — [7]) G. Klebs, Untersuchg. Bot. Inst. Tübingen 1, 233, 1881—85. — [8]) O. Bütschli, Morphol. Jahrb. 10, 529, 1885. — [9]) A. J. Schilling, Flora, N. R., 49, 220, 1891. — [10]) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 26, 187, 1894. — [11]) W. Rothert, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 12, 268, 1894. — [12]) S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 12 (1900); 14 (1902). — [13]) K. Kölsch, Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. 16, 273, 1902. — [14]) Mewes, zit. n. Pütter. [15]) A. Pütter, Erg. d. Physiol., 1903.

zum Schlagen der Cilie. Ob sie etwa ein kinetisches Zentrum darstellen, weiß man bis jetzt nicht. Für diese Natur hat sich Aigner [1]) kürzlich ausgesprochen. Er fand die Flimmerbewegung nur an denjenigen Zellen des *Ductus epididymidis*, die Basalkörper hatten. Dagegen haben sich ausgesprochen Studnicka [2]), Schneider [3]), Vignon [4]), Joseph [5]), Holmgren [6]), Lenhossek [7]), die keine Flimmerbewegung beobachteten, obwohl die Zellen Basalkörper hatten. Basalkörper an Cilien, die schlagen, kommen vor bei Anodonta (Engelmann [8]) und vielen anderen Mollusken, bei Echinodermen (Frenzel [9]), Turbellarien (Böhmig [10]), Nemertinen (Bürger [11]), Enteropneusten (Spengel [12]). Flimmerbewegung ohne Basalkörper sah Frenzel [13]) bei Mollusken, bei Lamellibranchiern, Turbellarien, Vignon [14]) bei Sepia, wo es schon Kölliker [15]) und Grobben [16]) gesehen hatten, bei *Pecten Jacobäus*, bei Ciona und bei Anurella. Schneider [17]) sah es bei Echinaster, Amphioryx, Anconia und bei Spongien. Weitere Details können hier nicht gegeben werden.

Aus den Darstellungen geht hervor, daß an den Cilien tragenden Organisationen die Fähigkeit der Kontraktilität jedenfalls den Cilien selber zukommt, d. h. daß die Cilien kontraktile Substanz enthalten. Dieser Substanz kommt auch die Fähigkeit der Reizbarkeit zu, was für viele flimmernde Cilien nachgewiesen ist (siehe unten).

Leitfähigkeit. Auch Leitfähigkeit für Reize muß man annehmen. Hierfür spricht die wellenförmige Fortpflanzung der Bewegung auf den Schleimhäuten, die nicht durch nervösen Einfluß bedingt ist, denn sie zeigt sich auch im isolierten Zustande, muß also infolge von molekulären Vorgängen in den Zellen geschehen (Engelmann [18]). Daß nicht etwa die mechanische Wirkung des Cilienschlages den Reiz weiter leitet, geht aus folgendem hervor:

1) Auch unbewegliche Zellen leiten den Reiz (Kraft [19]).

2) Die Welle pflanzt sich auch, wie erwähnt, bei einigen Formen senkrecht zur Schlagrichtung fort (Engelmann [20]).

3) Wenn der Kontakt der Zellen beim Absterben gelitten hat und die Reizleitung aufhört, die Flimmerbewegung aber fortdauert, dann arbeitet jede Zelle in ihrem eigenen Rhythmus, freilich etwas langsamer als zuvor.

4) Belebende Reize, z. B. Befeuchtung der Schleimhaut, wirken auf die Unterzellen schon, ehe die Feuchtigkeit zu ihnen gelangt.

5) Wird die Flimmerhaut auf ein Kästchen gelegt, durch das temperiertes Wasser geleitet werden kann, und wird nun die ganze Haut auf mittlerer

---

[1]) A. Aigner, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., **106**, 555, 1900. — [2]) Studnicka, Sitzungsber. d. böhm. Ak. d. Wiss. math.-naturw. Kl., 1899. — [3]) K. C. Schneider, Lehrb. d. vgl. Hist. d. Tiere, 1902. — [4]) P. Vignon, Arch. de. zool. exp. et gén., Ser. III, **9**, 371, 1901. — [5]) H. Joseph, Arb. a. d. zool. Inst. Wien **14**, 1902. — [6]) N. Holmgren, Anat. Anz. **21**, 373, 1902. — [7]) Lenhossek, zit. nach H. Fuchs, Anat. Hefte **112**, 373, 1902. — [8]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. **23**, 505, 1880. — [9]) J. Frenzel, Arch. f. mikr. Anat. **28**, 53, 1886. — [10]) L. Böhmig, Zeitschr. f. wiss. Zool. **51**, 167, 1891. — [11]) O. Bürger, Ebenda **50**, 1, 1890. — [12]) J. W. Spengel, Fauna und Flora d. Golfs von Neapel **18** (1893). — [13]) Frenzel, a. a. O. — [14]) P. Vignon, a. a. O. — [15]) Kölliker, 1884. — [16]) C. Grobben, Arb. a. d. zool. Inst. Wien **5** (1884). — [17]) K. C. Schneider, a. a. O. — [18]) Th. W. Engelmann, Dict. de physiol., 1898. — [19]) Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. **47**, 196, 1890. — [20]) Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol. 1898.

Temperatur gehalten, ein mittleres Feld aber vermöge einer besonderen Abteilung des Kästchens stark abgekühlt, so wirken Reize, die auf das Oberfeld appliziert worden sind, nicht auf das gekühlte Mittelfeld, wohl aber auf das Unterfeld. Das Mittelfeld muß also den Reiz geleitet haben (Kraft[1]).

Automatie. Den Zellen kommt auch die Fähigkeit zu, automatisch zu schlagen. Sie tun es aber gewöhnlich nicht, weil die Erregungen von den Nachbarzellen zu schnell kommen. Die Ausgangszellen haben also die kürzeste Schlagperiode. Diese Tatsache ist an den Kiemen der Bivalven und an den Ruderplättchen der Ktenophoren festgestellt worden.

Ein guter Beweis für die Fähigkeit der Automatie ist ferner, daß Durchschneidungen der Flimmerhaut des Froschrachens die Bewegung in den Schnittstücken nicht aufheben. Dasselbe hat Verworn[2]) bei den Ktenophoren gefunden. Zum weiteren Beweise der Automatie dient die Tatsache, daß lokale Abkühlungen, wenn sie zum Stillstand führen, die Bewegung der Unterzellen nicht aufheben (Kraft[3]).

Nervöse Einflüsse. Ob die Flimmerbewegung bei den Metazoen durch Nerven erregt und gehemmt werden kann, ist nicht leicht zu entscheiden. Die Wimperringe der Anneliden, deren Bewegungen dem Willen der Tiere unterworfen zu sein scheinen, legen die Annahme motorischer Nerven für diese Organe sehr nahe (Engelmann). Für eine Art nervöser Beeinflussung der Flimmerbewegung geben auch die Rotiferen und Vorticellen Anhaltspunkte, deren Flimmerapparate zeitweilig ruhen können. Bei den hypotrichen Infusorien muß man auch an eine Art nervösen Vorganges denken, der die Cirrenbewegung auslöst. Als anatomisches Substrat, das zur Leitung dienen könnte, haben Engelmann[4]) und Maupas[5]) Fasern im Leibe der Tiere entdeckt, die vom Zentrum des Körpers kommen und zu den Cirren ziehen. Bei den Vertebraten nervöse Einflüsse auf die Flimmerbewegung anzunehmen, liegt kein Grund vor; denn bei ihnen ruhen die Cilien nie. Für auslösende Mechanismen bei den Infusorien spricht die große Zweckmäßigkeit, mit der der Cilienapparat funktioniert. Engelmann vergleicht ihn in dieser Beziehung direkt mit der Skelettmuskulatur der Metazoen.

2. Physikalische und chemische Lebensbedingungen für die Flimmerbewegung.

a) Temperatur.

Wie alle Lebensprozesse, so spielt sich auch die Flimmerbewegung in gewissen Temperaturgrenzen ab. Sie liegen im allgemeinen zwischen $+45^0$ und 0^0. Der Temperaturbereich liegt um so höher, je höher die Temperatur ist, bei der die Bewegung gewöhnlich verläuft. Bei Warmblütern ist die obere Grenze gewöhnlich 45^0 (Purkinje und Valentin), beim Frosch und bei Anodonta 40^0, bei den Infusorien, die sich in heißen Quellen finden, liegt sie wesentlich höher (s. S. 645). Die untere Grenze liegt bei Warmblütern zwischen 6^0 und 12^0, bei Kaltblütern um 0^0 herum. Bei den

[1]) Kraft, a. a. O. — [2]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. — [3]) Kraft, a. a. O. — [4]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 23, 505, 1880. — [5]) E. Maupas, Arch. d. zool. exp. et gén., Ser. II, 1, 427, 1883.

Organismen der Polarmeere, bei den Rädertierchen, den Infusorien liegt sie am Gefrierpunkt der Organismen (Verworn[1]).

In den Grenzen der Lebenstemperatur wirkt jede Erhöhung der Temperatur beschleunigend, jede Verminderung verlangsamend auf die Flimmerbewegung (Calliburcès[2]), Kistiakowsky[3]). Die Änderungen beziehen sich nur auf die Geschwindigkeit, nicht aber auf Amplitude, Modus und Rhythmus (Engelmann[4]). Von dieser Regel kommen aber auch Ausnahmen vor. So beobachtete Pütter[5]) bei Stylonychien, die sich in einem auf 15° bis 20° temperierten Medium befanden, daß sowohl Temperaturerhöhung wie -Erniedrigung auf den Flimmerapparat stark erregend wirkte.

Nach den Untersuchungen von Calliburcès[6]) ist der Nutzeffekt der Flimmerbewegung des Frosches bei 28° sechsmal so groß als bei 12° bis 19°. Auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle wächst mit der Temperatur, die sichtbaren Wellenlängen (s. S. 678) werden kürzer.

Das Temperaturoptimum liegt einige Grade tiefer als das Maximum, das Maximum einige Grade tiefer als das Ultramaximum. Dies liegt beim Frosch etwa bei 48°. Die Wärmestarre tritt nach vorheriger Zunahme der Schlagfrequenz bei gleichzeitiger Abnahme der Amplitude ein. Die Cilien sterben bei den Wirbeltieren in Ruhestellung (Engelmann[7]), bei den Infusorien in Kontraktionsstellung (Verworn). Der Tod durch Wärme ist von den gewöhnlichen Erscheinungen des Absterbens begleitet: Trübung des Protoplasmas, Vacuolenbildung.

Durch starke Abkühlung kommen die Cilien ebenfalls zur Ruhe (Kältestarre), gewöhnlich in entgegengesetzter Phase wie bei der Wärmestarre. Erwärmung läßt die Bewegung wieder aufleben, wenn die Abkühlung nicht zu stark war. Die untere Grenze liegt bei Warmblütern am Gefrierpunkt, ja tiefer. Es kommt offenbar sehr darauf an, daß die Cilien nicht zu schnell auftauen, wobei ihre Struktur leicht leidet. Infusorien kann man auf — 8° bis — 9° (Spallanzani[8]), Anodontazellen bis auf — 6° (Roth[9]), menschliche Spermatozoen auf — 17° (Mantegazza[10]), das Froschrachenepithel sogar auf — 90° (Pictet[11]), 1898) abkühlen und nachher wieder beleben.

b) Wassergehalt.

Änderungen des Wassergehaltes beeinflussen die Flimmerbewegung in hohem Grade. Im allgemeinen bewirkt Vermehrung des Wassergehaltes eine Zunahme der Geschwindigkeit der Flimmerbewegung und eine Vermehrung des Nutzeffektes; Verminderung des Wassergehaltes hat den entgegengesetzten Effekt (Ankermann[12]), Kölliker[13]), Roth[14]), Stuart[15]), Engelmann[16]).

[1]) M. Verworn, Allg. Physiol., 1901. — [2]) Calliburcès, Compt. rend. 2, 638, 1858. — [3]) Kistiakowsky, Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien 51, 263, 1865. — [4]) Th. W. Engelmann, Hermanns Handb. d. Physiol. 1 (1879). — [5]) A. Pütter, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Suppl., S. 243. — [6]) Calliburcès, Compt. rend. 2, 639, 1858. — [7]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 501, 1877. — [8]) Spallanzani, zit. nach Engelmann. — [9]) Roth, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 37, 184, 1867. — [10]) Mantegazza, Rendic. d. reale istit. lomb. 2, 183, 1867. — [11]) Pictet, zit. nach Pütter. — [12]) Ankermann, Zeitschr. f. wiss. Zool. 8, 129, 1856. — [13]) Kölliker, Ebenda 7, 205, 1856. — [14]) Roth, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 37, 184, 1867. — [15]) A. Stuart, Zeitschr. f. rat. Med. 1867, S. 288. — [16]) Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 343, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 506, 1877.

Wird die Quellung oder die Wasserentziehung weit genug getrieben, so kommt die Bewegung zum Stillstand (Wasserstarre, Trockenstarre). Sie kann aber, wenn die Veränderungen nicht zu hochgradig gewesen sind, durch Wasserentziehung oder -zufuhr wieder in Gang gebracht werden. Der Wasserzufuhr gleich wirken quellende Mittel, auch Wärme, elektrische Reize, verdünnte Säuren, Äther, Alkohol.

Man kann Zellen durch langsame Änderungen des Wassergehaltes des umgebenden Mediums sowohl an salzreiche, wie an salzarme Medien gewöhnen (s. S. 648, 649). So gewöhnte Wallengren [1]) Paramaecien an Aufenthalt in destilliertem Wasser. Es zeigte sich, daß die Erregbarkeit gegen den galvanischen Strom gesteigert war; sie konnte nur durch Zusatz von Natriumionen herabgesetzt werden, nicht durch Kalium-, Magnesium-, Ammoniumionen. Rasche Änderungen zerstören die Cilien (Sharpey [2]).

Die Wirkung isoosmotischer Lösungen auf die Flimmerbewegung haben Grützner [3]) und Weinland [4]) untersucht. Weinland hat gefunden, daß von den Haloidsalzen des Natriums am meisten das Fluorid schädigt, die übrigen wirken schwächer, mit steigendem Molekulargewicht zunehmend. Kalisalze schädigen weniger als Natriumsalze, noch weniger Ammoniumsalze. Bei dem Kalium-, Rubidium-, Cäsiumchlorid steigt die Wirksamkeit mit dem Molekulargewicht; bei den alkalischen Erden umgekehrt. Freie Alkalien wirken zuerst erregend, dann schädigend, Natron am stärksten. Ähnlich wirken Säuren, am meisten Schwefelsäure, die Fettsäuren im allgemeinen stärker mit steigendem Molekulargewicht.

c) Sauerstoff.

Daß die Flimmerbewegung im hohen Grade unabhängig von der Sauerstoffzufuhr sein kann, beweist schon eine Beobachtung von Sharpey [5]), der sah, daß die Flimmerbewegung des Froschrachenepithels in ausgekochtem Wasser fortbestehen kann. Dasselbe fand Bernard [6]) im Vakuum und in reinem Stickstoff. Systematisch hat Kühne [7]) die Wirkung des Sauerstoffs zuerst untersucht und gefunden, daß am Flimmerepithel von Muscheln die Bewegung der Cilien im Wasserstoff nach einiger Zeit aufhört und nur durch Sauerstoff wieder belebt werden kann. Diese Beobachtungen wurden von Engelmann [8]) dahin erweitert, daß er feststellte, daß ohne Gegenwart von freiem oder gebundenem Sauerstoff die Bewegung lange Zeit bestehen kann, daß also die Flimmerzellen auch fakultative Anaeroben sind. Er hat auch gefunden, daß der Stillstand in Wasserstoff durch Einwirkung von Wärme, von Säuren und Alkalien vorübergehend aufgehoben werden kann.

Während die Annullierung des Partiardruckes des Sauerstoffs zunächst keine schädlichen Folgen hat, wirkt die Erhöhung schädlich. Die Flimmerbewegung des Froschrachenepithels erlischt bereits bei einem Drucke von vier Atmosphären (van Overbeek de Meyer [9]). Embryonen der Auster

---

[1]) Wallengren, Zeitschr. f. allg. Physiol. **1**, 67, 1901. — [2]) Sharpey, Todd's Cyclop. **1** (1835 bis 1836). — [3]) Grützner, zit. nach Weinland. — [4]) Weinland, Arch. f. d. ges. Physiol. **58**, 105, 1894. — [5]) Sharpey, Todd's Cyclop. 1835/36. — [6]) Cl. Bernard, Leçons sur les tissus viv. 1866. — [7]) W. Kühne, Arch. f. mikr. Anat. **2**, 372, 1866. — [8]) Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. **4**, 369, 1868. — [9]) van Overbeek de Meyer, Onderz. phys. Labor. Utrecht., Ser. 3, **6**, 151, 1881.

und von Anodonta zeigten aber bei 12 Atmosphären noch Flimmerbewegung. Der Lähmung der Flimmerbewegung geht eine Beschleunigung voraus.

VI. Wirkung von Reizen.

Hier sind alle die Erscheinungen ausgeschlossen, die man nicht als unmittelbare Wirkungen auf den kontraktilen Apparat der Cilien anzusehen hat. Insbesondere auch die als Tropismus nnd Taxis zu bezeichnenden Erregungswirkungen.

a) Elektrische Reize.

Die ersten Wirkungen elektrischer Reizung sah Kistiakowsky [1]) am Flimmerepithel des Froschrachens. Er fand, daß konstante und Induktionsströme den Cilienschlag beschleunigen. Die Beobachtungen sind dann von Stuart [2]) bestätigt worden. Danach hat Engelmann die Wirkung der Elektrizität auf das gleiche Objekt systematisch untersucht. Er faßt seine Resultate in folgenden Sätzen zusammen [3]).

„Die Wirkung elektrischer Ströme erstreckt sich nur auf die direkt durchströmten Zellen. Gleiche Stromdichte vorausgesetzt, findet sie auf allen Querschnitten der intrapolaren Strecke gleichmäßig statt. — Nur nach plötzlichen positiven oder negativen Dichtigkeitsschwankungen tritt Erregung ein, bei Anwendung konstanter Ströme (allgemeiner von Strömen geringerer Intensität) jedoch im allgemeinen nur dann, wenn der Strom länger geschlossen blieb, als zum Ablauf der Schwankung nötig. Die zur Erregung nötige Schließungsdauer (welche größere Bruchteile einer Sekunde übersteigen kann) ist um so kürzer, je stärker der Strom. Mit der Schnelligkeit und dem Umfange der Dichtigkeitsschwankung wächst innerhalb gewisser Grenzen der Effekt. Beim Einschleichen in einen Strom beliebiger Stärke bleibt derselbe aus (Beweis gegen die thermische Natur der Stromwirkungen). Positive Dichtigkeitsschwankungen wirken stärker als negative.

Der Erfolg tritt erst nach einem Stadium „latenter Reizung“ ein, das, um so kürzer, je stärker der Reiz, im äußersten Falle mehrere Sekunden andauern kann; er wächst dann um so steiler und höher, je kräftiger der Reiz, durchschnittlich binnen wenigen Sekunden zu einem Maximum, auf dem er bei anhaltender oder nach sehr starker momentaner Reizung einige Zeit verharren kann, um danach allmählich auf Null herabzugehen. Nach starker Reizung hinterbleibt mitunter eine längere Schwächung.

Einzelne unwirksame Reize können sich zu merkbarer Wirkung verstärken, wenn sie in nicht zu kurzen Pausen (durchschnittlich wenigstens einige Reize in der Sekunde) aufeinander folgen. — Nach Öffnung herrscht kurze Zeit erhöhte Empfindlichkeit für Schließung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes.

Sehr starke Induktionsschläge oder Entladungen der Flasche usw. töten die Zellen, die dabei trübe werden, während die Cilien schräg vornüber gebeugt zur Ruhe kommen.“

---

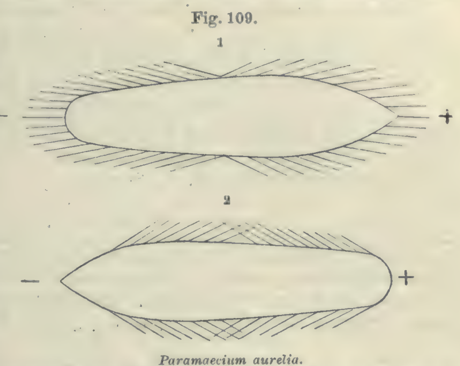
[1]) Kistiakowsky, Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-physik. Kl., 51, 263, 1865. — [2]) A. Stuart, Zeitschr. f. rat. Med. 1867, S. 288. — [3]) Th. W. Engelmann, Hermann's Handbuch d. Physiol. 1, 1879, S. 405. Hier die ältere Literatur.

Die Reizwirkung erstreckt sich gewöhnlich nur auf die Frequenz und die Amplitude der Schläge, nicht auf Modus und Rhythmus.

Diese Beobachtungen sind in allen wesentlichen Punkten von Kraft[1]) bestätigt worden.

An ciliaten Protozoen sind zahlreiche Beobachtungen über die Wirkungen des elektrischen Stromes auf die Flimmerbewegung von Verworn und seinen Schülern angestellt worden. Nach Ludloff[2]) wirkt der Strom auf die Wimpern von Paramaecium polar verschieden, an der Anode erzeugt er eine kontraktorische, an der Kathode eine expansorische Erregung. Die hieraus resultierende Cilienstellung erläutert Fig. 109. Gegen diese Deutung der Erscheinung haben Loeb, Maxwell, Budgett und Schenck[3]) eingewendet, daß es nicht auf die Ein- und Austrittstellen des Stromes in das Paramaecium, sondern auf die physiologische An- und Kathode ankomme, die dem kontraktilen Apparat jedes Flimmerhaares zukommt. Man muß auch bedenken, daß die Wimpern von Paramaecien die Fähigkeit besitzen, die Richtung des wirksamen Schlages zu ändern. Daher ist es nicht ohne weiteres erlaubt, die Bewegung in einer oder der anderen Richtung als Kontraktion zu deuten. Da man endlich nicht weiß, wo der Reiz am motorischen Apparat der Cilie angreift, ja nicht einmal Näheres über den Bau dieses Apparates kennt, so ist es nicht genügend begründet, das Pflügersche polare Erregungsgesetz für diese kontraktilen Organisationen zu verwerfen.

Fig. 109.



Paramaecium aurelia.
Schwinglage der Wimpern. 1. an der Anode sind sie stärker nach dem hinteren Körperpol gebogen, 2. bei umgekehrter Körperlage. Nach Ludloff.

Eine Art tetanischer Erregung des Wimperapparates durch einen Induktionsreiz beschreibt Engelmann[4]) für die Kiemenleisten der Bivalven. Hier krümmen sich die Cilien „mit einem Ruck nach vorn und verharren in dieser Stellung wie in einem Krampf, um so länger, je stärker der Reiz war". Dasselbe zeigt sich bei den Wimpern, die den Mund von Stentor in einer Spirale umgeben.

b) Mechanische Reize.

Die älteren Beobachtungen von Erregung des Wimperapparates durch Druck und Erschütterung (Steinbuch[5]) konnte Engelmann nicht mit Sicherheit bestätigen. Vielmehr hielt er es für wahrscheinlich, daß die Be-

[1]) Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890. — [2]) K. Ludloff, Ebenda 59, 525, 1895. — [3]) Loeb u. Maxwell, Ebenda 63, 121, 1896. Loeb u. Budgett, Ebenda 65, 518, 1896. Schenck, Ebenda 66, 241, 1897. — [4]) Th. W. Engelmann, Hermanns Handb., 1879. — [5]) Steinbuch, zit. nach Engelmann, Herm. Handb.

schleunigung der Bewegung durch Wegschaffen von Schleimmassen, die auf dem Epithel lagerten, bedingt sei. Kraft[1]) ist es gelungen, zu zeigen, daß auch mechanische Reizung des Froschrachenepithels auf den Cilienschlag beschleunigend wirkt, ja den bereits erloschenen wieder beleben kann. Die erregende Wirkung von Fremdkörpern, die man auf das Flimmerepithel bringt, beobachtete Grützner. An Ascidienlarven sah Schwalbe[2]) Stillstand der Cilien in der Richtung des wirksamen Schlages bei Erschütterung der Tiere, dasselbe sah Vignon[3]) an den Cilien von Aplysia.

Bei den Wirkungen von Druck und Erschütterungen von Protozoen ist es nicht möglich zu sagen, wie weit es sich um direkte Wirkungen auf den motorischen Apparat der Cilien handelt, sie sollen daher hier nicht näher behandelt werden (vgl. Verworn[4]), Jennings[5]), Pütter[6]).

Die Wirkung hoher Drucke auf flimmernde Organismen hat Régnard[7]) untersucht und gefunden, daß bei Colpoda und bei Vorticellen das Spiel der Cilien bei einem Druck von 300 Atmosphären, bei Chlamydococcus aber erst bei 500 Atmosphären aufhört.

c) Lichtreize.

Direkte Wirkungen des Lichtes auf die Cilienbewegung hat man bisher nicht nachgewiesen, wohl aber liegen mehrere Beobachtungen vor von Bewegungen flimmernder Organismen, die infolge plötzlicher Belichtung auftreten (*Englena viridis*, Engelmann[8]), *Pleuronema chrysalis*, Verworn[9]).

d) Chemische Reize.

Jede Art chemischer Reizung hat Veränderungen der Zellen zur Folge und führt daher zum Tode der Zelle. Vorübergehend beschleunigend wirken auf die Flimmerbewegung Alkalien und Säuren (de Quatrefages[10]), Virchow[11]), Kölliker[12]), Kühne[13]), Roth[14]), Stuart[15]), Huizinga[16]), Engelmann[17]). Eine systematische Untersuchung haben die Wirkungen von aquimolekularen Lösungen von Elektrolyten durch Weinland[18]) erfahren. Von kaustischen Alkalien wirkt das Natron am meisten erregend, das Ammoniak am wenigsten; von alkalischen Erden das Calciumhydrat am stärksten, das Baryumhydrat am schwächsten. Von anorganischen Säuren wirkt Schwefelsäure am meisten, am schwächsten Phosphorsäure. Die organischen Säuren wirken stärker mit zunehmendem Molekulargewicht. Von Halogenen wirkt Jod am meisten, Chlor am wenigsten.

---

[1]) Kraft, a. a. O. — [2]) G. Schwalbe, Arch. f. mikr. Anat. 5, 256, 1869. — [3]) P. Vignon, Arch. d. zool. exp. et gén., Ser. 3, 9, 371, 1901. — [4]) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 1, 1889. — [5]) Jennings, 1891. — [6]) A. Pütter, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl., S. 243. — [7]) P. Régnard, Recherches exp. s. l. condit. phys. de la vie dans les eaux, 1891. — [8]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 19. — [9]) M. Verworn, Allgem. Physiol., 1901. — [10]) de A. Quatrefages, Ann. d. sciences nat. 1850, S. 16. — [11]) R. Virchow, Arch. f. path Anat. u. Physiol. 6, 133, 1854. — [12]) A. Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. 7, 181, 1856. — [13]) W. Kühne, Arch. f. mikr. Anat. 2, 372, 1866. — [14]) Roth, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 37, 184, 1877. — [15]) Stuart, Zeitschr. f. rat. Med. 1867, S. 288. — [16]) Huizinga, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1868, S. 49. — [17]) Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 343, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 508, 1877. — [18]) Weinland, Arch. f. d. ges. Physiol. 58, 105, 1894.

Äther, Alkohol und andere Narkotika [1]) wirken auch auf die Flimmerbewegung nach vorübergehender Erregung lähmend. Wegschaffung dieser Mittel aus den Zellen stellt die Bewegung wieder her.

Spezifische Gifte für die Flimmerbewegung kennen wir nicht. Eine Reihe von Giften, wie Veratrin, Strychnin, Atropin, Eserin, Curare, Chinin, Morphin, wirken auf die Zellen nicht anders als indifferente Stoffe in gleicher molekularer Konzentration. Ozon und Wasserstoffsuperoxyd zerstören die Flimmerbewegung.

VII. Theoretisches zur Protoplasma- und Flimmerbewegung.

Die Theorien des Kontraktionsvorganges sind bereits im Bd. IV, S. 541 ff. abgehandelt worden, so daß hier äußerste Kürze geboten ist.

Aus den bis jetzt bekannten Erscheinungen der Protoplasma- und Flimmerbewegung läßt sich eine erschöpfende Kenntnis des Wesens der Erscheinung nicht gewinnen. Die wesentlichsten Vorstellungen über ihre Natur seien kurz dargestellt.

Engelmann [2]) weist auf den engen Zusammenhang zwischen Kontraktilität und Doppeltbrechung hin: kontraktile Gebilde, auch nicht organisierte, sind doppeltbrechend; die Anisotropie nimmt ab mit der Abnahme der Kontraktilität. Er kommt zu dem Resultat, daß die organisierten kontraktilen Gebilde aus elementaren doppeltbrechenden Teilen, Inotagmen, bestehen, die im Ruhezustand gestreckt, in erregtem kugelig sind. Daß bei den niedersten Formen kontraktilen Protoplasmas die Anisotropie der kontraktilen Fortsätze nicht immer nachweisbar ist, erklärt Engelmann dadurch, daß die Inotagmen nicht gesetzmäßig angeordnet sind, wie er es für die kontraktilen Gebilde annimmt, die eine Struktur besitzen. Daß aber auch ungeformtes isotropes Protoplasma, wenn es zu radiären Ausläufern umgebildet wird, Anisotropie zeigen kann, beweist Actinosphaerium, dessen Protoplasmastrahlen doppeltbrechend sind, während das Protoplasma nach Einziehung der Strahlen isotrop ist.

Die Engelmannsche Vorstellung verschiebt also die Lösung des Rätsels auf die Ergründung der Eigenschaften der Inotagmen (vgl. Bd. IV, S. 541 ff.). Daß aber auch durch äußere Einwirkungen Änderungen der Form der Protoplasmakörper (Tropfenbewegungen) erzeugt werden können, hält Engelmann für möglich.

In der neueren Zeit sind gerade diese Einflüsse für die Ursache der Formveränderung des Protoplasmas erklärt worden. In der Tat zeigt der Blick auf die Fig. 110 (a. f. S.), daß die Bewegung einer Amöbe mit denen eines Öltropfens, der auf einer Sodalösung schwimmt, viel Ähnlichkeit haben kann. Die Erscheinungen der Formänderung von Flüssigkeitstropfen an der Grenze flüssiger oder gasförmiger Medien sind von Quincke [3]) und van der Mensbrugghe [4]) näher untersucht und von Berthold [5]) zuerst zur Erklärung der Protoplasmabewegung herangezogen worden. Später haben dann eine Reihe von Autoren die Zahl der Analogien zwischen Protoplasmabewegungen und der Bewegung unbelebter flüssiger Systeme vermehrt; erinnert sei an die Ölschäume von Bütschli [6]) und an Rhumblers [7]) zahl-

---

[1]) Literatur bei Engelmann, Handb. d. Physiol. 1, 343 bis 408, 1879; Dict. de physiol. 1898, p. 785—799. — [2]) Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 432 bis 464, 1875; Handb. d. Physiol. 1, 343 bis 408, 1879. — [3]) G. Quincke, Annalen d. Physik u. Chemie 139, 1 bis 86, 1870; 238, 145 bis 194, 1877; 271, 561 bis 579, 1888; 631 bis 682, 1902; Arch. f. d. ges. Physiol. 19, 129 bis 144, 1879. — [4]) G. van der Mensbrugghe, Mém. couronn. et mém. des savants étrang. publ. par l'acad. royale de Belgique 34 (1870); Bullet. acad. de Belgique 17 (1889). — [5]) G. Berthold, Studien üb. Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. — [6]) O. Bütschli, Unters. über mikrosk. Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. Arch. f. Entwickelungsmech. 11, 499, 1901. — [7]) L. Rhumbler, Arch. f. Entwickelungsmech. 7, 103, 1898; Erg. d. Anatomie u. Entwickelungsgesch. 8, 543, 1898/99; Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 279 bis 388, 1902; 2, 183 bis 340, 1903.

reiche Kombinationen von Flüssigkeiten, deren Bewegungen denen lebender Gebilde ähnlich sehen. Man hat auch versucht, sich über die Prozesse Vorstellungen zu machen, die das Gleichgewicht zwischen dem Protoplasma und seiner Umgebung so stören könnten, daß die Oberflächenspannung des lebenden Protoplasmas lokale Veränderungen erfährt und auf diese Weise Formänderungen erzeugt werden (Verworn[1]), Jensen[2]), Bernstein[3]) und andere). Da diese Versuche sämtlich

Fig. 110.



Ausbreitungsformen von Öltropfen. Nach Verworn.

darauf gerichtet sind, alle Kontraktionsprozesse zu erklären, so sei auf das theoretische Kapitel in dem Abschnitt Muskelphysik verwiesen. Das in diesem Kapitel Gesagte gilt allgemein für kontraktile Substanzen, daher ist auch eine gesonderte Betrachtung der Theorie über Bau und Wirkung der kontraktilen Substanzen in den Flimmercilien hier nicht mehr nötig.

---

[1]) M. Verworn, Die Bewegung d. lebenden Substanz, Jena 1892. Vergleiche die Kritik dieser Abhandlung von F. Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. **66**, 241, 1897. — [2]) P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. **80**, 176; **83**, 1, 1900; **87**, 361, 1901; Erg. d. Physiol. **1**, 1, 1902. — [3]) J. Bernstein, Die Kraft der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig 1902.

Physiologie der Stimmwerkzeuge

von

W. Nagel.

Ältere zusammenfassende Darstellungen des Gebietes:

J. Müller, Von der Stimme und Sprache. Handbuch der Physiologie des Menschen **2**, 133 bis 245, 1840.

C. L. Merkel, Anatomie und Physiologie des menschlichen Stimm- und Sprachorgans (Anthropophonik). Leipzig 1857.

E. Harless, Stimme; in Wagners Handwörterbuch der Physiologie **4**. Braunschweig 1853.

P. Grützner, Physiologie der Stimme und Sprache; in L. Hermanns Handbuch der Physiologie **1**, Teil II. Leipzig 1879.

J. R. Ewald, Die Physiologie des Kehlkopfes und der Luftröhre, Stimmbildung; in P. Heymanns Handbuch der Laryngologie und Rhinologie **1**. Wien 1898.

Diese Arbeiten sind im Texte nur mit dem Autornamen zitiert.

Literatur zur Phonetik findet man ferner in H. Breyer, Die phonetische Literatur von 1876 bis 1895. Eine bibliographisch-kritische Übersicht.

Ferner in Grützners zusammenfassendem Referat in:

Ergebnisse der Physiologie **1**, 2, 1902.

Die neue Literatur von 1906 (einschließlich) stellt G. Panconcelli-Calzia in einer „Bibliographia phonetica“ in der mediz.-pädag. Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilkunde, herausgegeben von A. und H. Gutzmann, zusammen. Eine Bibliographie 1900 bis 1905 soll folgen.

Einleitung.

Wer heute eine Phonetik im weitesten Sinne schreiben wollte, müßte nicht nur umfassende physiologische und physikalische Kenntnisse haben, sondern auch pathologisch-klinische, ferner psychologische und nicht zum wenigsten philologische; bildet doch die „Sprachwissenschaft“ einen wichtigen Teil der philologischen Wissenschaften. Es existiert auch eine nicht geringe Anzahl von Philologen geschriebener Werke über Phonetik. Naturgemäß ist die Hauptaufgabe, die sich die Autoren dieser Werke stellten, eine wesentlich andere als diejenige, die einer physiologischen Phonetik zugrunde liegen muß. Unvermeidlich blieb es aber auch für die philologischen Phonetiker, rein physiologische Fragen mit zu behandeln. Zum Teil geschah das wohl ohne das rechte Bewußtsein der Tatsache, daß es sich um Physiologie handelt. Wenn über die Einteilung der Sprachlaute nach ihrer Entstehungsweise und nach dem Orte ihrer Erzeugung im Stimmorgan gesprochen wird, ist das schon ein physiologisches Problem, dessen Erforschung mit physiologischen Methoden

erfolgen müßte; es berührt seltsam, dieses Problem bei manchen Phonetikern so behandelt zu sehen, als ob es eigentlich gar keines wäre, als ob jedermann aus eigener Beobachtung sofort angeben könnte, wo und wie die einzelnen Laute gebildet werden, während der Physiologe weiß, daß es sich hier vielfach um noch ungelöste schwierige Fragen handelt.

Auf der anderen Seite mangelt den Physiologen und Physikern wohl größtenteils die Kenntnis desjenigen Teiles der Phonetik, der unbestritten Domäne der philologischen Sprachwissenschaft ist und bleiben muß. Die geschichtliche Entwickelung und die organische Verwandtschaft der einzelnen Sprachstämme, die eigentliche Sprachenkunde und die vergleichende Sprachwissenschaft, bilden, jede für sich, sehr umfangreiche Wissensgebiete, in die man sich nicht in kurzem einarbeitet.

So ist denn eine umfassende Darstellung der gesamten Phonetik heute noch ein unerfülltes Desiderat und wird es wohl noch lange Zeit bleiben. Man wird sich zunächst wenigstens mit Teildarstellungen vom Standpunkte der einen oder anderen Wissenschaft zu begnügen haben. Eine solche soll auch nur die vorliegende Bearbeitung des Gegenstandes sein, eine Bearbeitung vom rein physiologischen Standpunkte aus, bei der Übergriffe in das Gebiet der philologischen Phonetik möglichst vermieden werden. Noch weitere Einschränkungen mußten im Hinblick auf den begrenzten zur Verfügung stehenden Raum gemacht werden. So habe ich mich hinsichtlich der pathologischen Erscheinungen, so interessant und für die physiologische Betrachtung wertvoll sie teilweise sind, auf das Allerwichtigste beschränken müssen. Einige Dinge, die von den früheren Bearbeitern der physiologischen Phonetik sehr gründlich behandelt worden sind, glaubte ich gerade deshalb kürzer behandeln zu dürfen, so die Physik der Zungenpfeifen im allgemeinen und die Abhängigkeit der Schwingungen elastischer Bänder von der Spannung. Das Interesse an der letzteren Frage würde erheblich erst werden, wenn wir exakte Spannungsmessungen am tönenden lebendigen Kehlkopf ausführen könnten.

Im wesentlichen ist, was ich bringe, nur eine Physiologie der Stimmorgane und Stimmlaute, während auf die eigentliche Sprache im engeren Sinne nur flüchtige Streifblicke geworfen werden können. Über die Gehirnzentren der Sprache ist auch Bd. IV, S. 111 ff., zu vergleichen.

I. Aufbau des Stimmapparates; Allgemeines.

Der Stimmapparat als Ganzes besteht aus einer Anzahl verschiedenartiger, in den Weg des Atmungsstromes eingeschalteter Schallerzeugungsapparate, die durch die Atmungsluft, hauptsächlich den Ausatmungsstrom zum Tönen gebracht werden können und so die Erzeugung einer reichhaltigen Reihe verschiedener Klänge und Geräusche ermöglichen. Diesen Stimmapparat hat der Mensch nicht nur seiner Grundanlage nach, sondern selbst bis in viele Einzelheiten hinein mit den höheren Säugetieren gemein. Was den menschlichen Stimmapparat im Gegensatz zum tierischen befähigt, als Organ der Sprache zu dienen, das ist nicht oder nur zum allerkleinsten Teil ein vollkommenerer oder verwickelterer Bau der einzelnen Stimmwerkzeuge, der Unterschied zugunsten des Menschen liegt vielmehr in den Nervenzentren. Die

Nerven von beiderlei Leitungsrichtung, die zwischen Gehirn und Kopfmark einerseits, Kehlkopf, Gaumen, Zunge und Lippen andererseits vermitteln, haben beim Menschen sehr viel reichere zentrale Verbindungen; die Zellen, welche die zentrifugalen Impulse zum Kehlkopf, zur Zunge und den Lippen entsenden, sind viel ausgiebiger untereinander verbunden, als es bei Tieren der Fall ist — mindestens sind die Verbindungen, soweit sie auch bei Tieren nicht fehlen, beim Menschen weit mehr gebahnt und wegsamer. Dadurch wird verwickelteres und doch präzise funktionierendes Zusammenarbeiten der entsprechenden Stimmwerkzeuge ermöglicht.

Es müssen aber, das ist wohl das Wesentlichste, die Funktionen dieser einzelnen Organe zu einem einheitlichen Ganzen zusammengefaßt sein, indem ihre zentralen Vertretungen in einem besonderen Rindengebiete (Sprachzentrum) noch ausgiebig miteinander kommunizieren und hier in ihrer Gemeinsamkeit den Anschluß an die verschiedensten Rindengebiete erhalten, deren Funktion für das Sprechen maßgebend ist.

Es kann als im höchsten Grade überraschend bezeichnet werden, daß den bedeutenden Differenzen in der Entwickelung der zentralen Sprachfunktion bei Mensch und Tier so minimale Differenzen in der Gestaltung der eigentlichen Sprachwerkzeuge entsprechen. Möchten sich die vergleichenden Anatomen immer dieses Beispiels erinnern, das die Unsicherheit der Schlüsse von Verschiedenheiten im Bau auf Verschiedenheiten der Leistung und umgekehrt in so bemerkenswerter Weise illustriert!

Eine gewisse, freilich unvollständige Erklärung liegt darin, daß keines der Stimmwerkzeuge ausschließlich als stimmbildendes Organ funktioniert; alle haben sie „nebenbei“ noch andere Funktionen. Es wird wohl nicht zu weit gegangen sein, wenn man sagt, daß die Funktionen des Kehlkopfes, des Gaumens, der Zunge und der Lippen, die mit dem Sprechen und der Stimmbildung nichts zu tun haben, biologisch bei weitem wichtiger sind, als die Beteiligung dieser Organe an der Stimmerzeugung oder am Sprechvorgange. Die Verschlußstellen im Kehlkopf, im Munde und an den Lippen haben ihre Bedeutung ganz unabhängig von ihrer Beteiligung bei der Stimmbildung, eine Bedeutung, die ja hier im einzelnen nicht ausgeführt werden kann. Gewissermaßen potentiell liegen in ihnen schon beim Tiere die Sprechwerkzeuge, die aber in volle Wirksamkeit erst dann treten können, wenn über sie ein hoch entwickeltes Gehirn herrscht. Die hohe Entwickelung des menschlichen Gehirns und der Besitz der Sprache stehen in allerengstem Zusammenhange. Die höhere Entwickelung des Menschen gegenüber dem Tier, speziell dem anthropoiden Affen, prägt sich so recht eigentlich in dem Besitz der Sprache aus. Das Sprachvermögen ist durch die höhere Hirnentwickelung bedingt und bedingt seinerseits die Möglichkeit höherer geistiger Entwickelung.

Da, wie gesagt, alle bei der Stimmbildung beteiligten Organe noch andere wichtige Funktionen zu versehen haben, kann man von speziellen Stimmorganen streng genommen überhaupt nicht sprechen. Am ehesten noch würde diese Bezeichnung der Kehlkopf verdienen, an dessen Vorhandensein und normales Funktionieren die Entstehung der eigentlichen Stimmklänge, der sogenannten stimmhaften Laute, und vor allem die Singstimme geknüpft ist. Es ist in der lehrbuchmäßigen Darstellung der Physiologie üblich geworden, die gesamte Physiologie des Kehlkopfes bei Gelegenheit seiner

Funktion im Dienste der Stimmbildung zu behandeln, weil auf diese Weise am wenigsten Wiederholungen notwendig werden. Auch pflegt das, was über die speziellen Bewegungen des Gaumens, der Zunge und der Lippen zu sagen ist, zumeist bei der Physiologie der Stimme erledigt zu werden. Diesem ökonomisch wohlbegründeten Brauche entsprechend soll auch in der folgenden Darstellung vorgegangen werden, auf die Gefahr hin, in dieses Kapitel Gegenstände hineinzubringen, die mit seiner eigentlichen Aufgabe nur indirekten Zusammenhang haben.

Die als Stimmwerkzeuge bezeichneten Organe, Kehlkopf, Gaumensegel, Zunge und Lippen, stellen sich alle als Vorrichtungen dar, die den Weg des Atmungsstromes ganz oder teilweise zu verlegen imstande sind. Der Kehlkopf und das Lippenpaar vermögen außer dem vollständigen Abschluß eine auf eine ganz kurze Strecke beschränkte Verengerung des Kanals zu bewirken, während die Zunge durch teilweises Anlegen an den harten Gaumen den Luftweg auf eine längere Strecke hin röhren- oder spaltförmig zu verengern vermag.

Das Gaumensegel hat außer seiner Bedeutung als vollständiges Verschlußmittel noch die Eigenschaft einer Stellklappe, durch die die aus- oder einströmende Luft entweder durch die Nase oder durch den Mund oder durch beide Wege gleichzeitig geleitet wird (s. u. S. 725).

Wir werden nun im einzelnen zu betrachten haben, welche Bewegungen diese verschiedenen Organe auszuführen vermögen und welche sie unter den jeweiligen Bedingungen tatsächlich ausführen, insbesondere welche Stellungen sie einnehmen und welche Bewegungen sie bei der Erzeugung bestimmter Stimmlaute ausführen, woran sich alsdann die akustische Analyse der so erzeugten Laute anzuschließen haben wird.

II. Der Kehlkopf; Übersicht über seinen Bau.

Der Kehlkopf stellt einen Verschlußmechanismus für das obere Ende der Luftröhre dar. Er besteht aus einer Anzahl von Knorpelstücken, die im höheren Alter großenteils zu verknöchern pflegen. Zusammengehalten sind sie teils durch bindegewebige und elastische Bänder und Membranen, teils durch einen komplizierten Apparat von Muskeln, die die gegenseitige Stellung der Knorpel und die Spannung der elastischen Bänder variieren können.

Der Kehlkopf als Ganzes und mit ihm die Luftröhre sind beweglich. Von dem größten Knorpel, dem Schildknorpel, ziehen nach oben zwei breite Muskelbänder, die beiden *Musculi thyreohyoidei*, durch die Kehlkopf und Luftröhre am Zungenbein aufgehängt sind. Dieses, selbst in ausgiebigem Maße beweglich, hängt an einem ganzen Komplex von Muskeln, die zur Schädelbasis und den Kiefern hinlaufen und das Zungenbein so hinlänglich fixiert halten.

Von der gleichen Stelle, wo die Thyreohyoidei nach oben abgehen, gehen die Sternothyreoidei nach unten zum Brustbein, gewissermaßen als Antagonisten jener, und bestimmt, in Wechselwirkung mit ihnen die Auf- und Abwärtsbewegungen des Kehlkopfes zu bewirken, wie sie beim Schluckakt, sowie beim Sprechen stets vorkommen. Die Gestalt der Kehlkopfknorpel, sowie die Anordnung der Bänder und Muskeln werden hier als bekannt vorausgesetzt.

Entwickelungsgeschichtlich gehört der Ringknorpel zur Luftröhre, stellt gewissermaßen deren obersten Teil dar. Der Schildknorpel und wahrscheinlich auch die Stellknorpel (Gießbeckenknorpel) sind aus umgebildeten Kiemenbogen (4. und 5.) entstanden; der Kehldeckel ist eine spätere Bildung mit sekundärer Knorpeleinlagerung.

Die Kehlkopfmuskulatur stellt sich phylogenetisch in ihren ersten Stadien einfach als ein Sphinkter des Luftröhreneinganges dar, dem sich späterhin dilatierende Muskulatur beigesellt. Beim höheren Wirbeltier und insbesondere beim Menschen erfährt die Kehlkopfmuskulatur eine verwickelte Gliederung. Bezüglich des rein Morphologischen muß auf die Lehrbücher der Anatomie und die beigegebenen Figuren verwiesen werden.

III. Die Bewegungsmöglichkeiten am Kehlkopf.

1. Beweglichkeit des ganzen Kehlkopfes.

Infolge der erwähnten Aufhängung des Kehlkopfes an einem Muskelsystem und wegen der Dehnbarkeit der Luftröhre kann der Kehlkopf als Ganzes um mehrere Centimeter gehoben bzw. gesenkt werden; diese Verschiebung erfolgt regelmäßig beim Wechsel zwischen hohen und tiefen Stimmtönen (Spezielles hierüber siehe unten S. 745) und beim Schlucken. Regelmäßig bei jedem Schluckakt erfolgt ferner Drehung des Kehlkopfes um seine Transversalachse mit Vornüberneigung des Schildknorpels.

Die symmetrisch angelegten zum Kehlkopf ziehenden Muskelgruppen rechts und links funktionieren in der Norm stets gleichmäßig, so daß die wegen der Beweglichkeitsverhältnisse an und für sich möglichen Drehungen des Kehlkopfes um die longitudinale und die sagittale Achse nicht in irgendwie nennenswertem Betrage vorkommen.

2. Die Beweglichkeit der einzelnen Kehlkopfknorpel gegeneinander.

Schildknorpel und Ringknorpel artikulieren in sehr einfacher Weise in einem zweiteiligen Scharniergelenk mit rein transversaler Achse, dessen Beschreibung hier erübrigt. Bei der bekannten Gestaltung des Schildknorpels werden durch die Vornüberneigung die Stimmbänder gespannt, da deren Ansatz am Schildknorpel sich von den Stimmfortsätzen an den Stellknorpeln entfernt. Das Scharniergelenk läßt einiges Schlottern zu.

Weit komplizierter ist die Gelenkverbindung der Stellknorpel mit dem Ringknorpel. Ein einfaches einachsiges Gelenk mit fest stehender vertikaler oder schief stehender Achse, wie man es wohl beschrieben und in Modellen dargestellt hat, liegt so wenig vor, wie eine allseitig freie Beweglichkeit. [Nach H. v. Meyer[1]) gleitet der Stellknorpel auf einer freien „Rutschbahn" wie die Patella auf dem Femur.] Es handelt sich vielmehr um ein Zylindergelenk, dessen speziellere Beschaffenheit Stieda erkannte und durch Will[2]) näher beschreiben ließ. Die durch den oberen Rand des Ringknorpels ge-

---

[1]) Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1889. — [2]) Über die *Articulatio cricoarytaenoidea.* Inaug-Diss. Königsberg 1895; s. auch Stieda, Verhandl. anat. Gesellsch. Gent 1897.

bildete konvex zylindrische Fläche ist um eine schräge Zylinderachse gekrümmt, die sich mit derjenigen der anderen Seite hinten oben schneiden würde. Die Folge davon ist, daß, solange das Gelenk durch seine Bänder (*Lig. cricoarytaneoideum*) und die Muskeln in normaler Geschlossenheit gehalten wird, eine Seitwärtsbewegung (Abduktion) des Stimmfortsatzes nicht möglich ist, ohne seine gleichzeitige Hebung, die Einwärtsbewegung (Adduktion) nicht ohne Senkung. Die Stimmbänder stehen also bei weiter Glottis höher als bei enger (Stieda). Nach dieser Auffassung muß bei einseitiger Stimmbandlähmung und weiter Glottis eine Niveaudifferenz der Stimmbänder eintreten. Laryngoskopisch eine solche zu erkennen, ist bei dem notwendigerweise monokularen Sehen schwer oder unmöglich.

Nach H. v. Meyer[1]) ist allerdings der Schluß der Glottis sowohl im Hoch- wie im Tiefstande möglich, je nach dem Zusammenarbeiten der verschiedenen Muskeln (siehe unten S. 700). Ob das intra vitam bei erhaltenem Tonus aller Muskeln wirklich möglich ist, kann bezweifelt werden. Das aber ist sicher richtig, daß eine gewisse Labilität des Stimmlippenniveaus vorhanden sein muß.

Eine nennenswerte wirkliche Drehung der Stellknorpel um eine vertikale, in der Luftröhrenrichtung liegende Achse erfolgt wegen der Eigenschaft des Gelenkes als Zylindergelenk nicht, dagegen gibt es eine bei der Projektion in der Längsrichtung der Luftröhre auftretende Scheindrehung um diese Achse.

Entsprechend der Natur des Zylindergelenkes ist noch eine zweite, in diesem Falle auch durch die Kapsel und Bänder zugelassene Bewegung möglich, die Verschiebung der Stellknorpel auf der schrägen Gelenkfläche des Ringknorpels. Durch Betätigung dieser Bewegung wird der Abstand der beiden Stellknorpel voneinander und damit auch die Stimmritzenweite verändert, wegen der schiefen Lage der Gleitfläche auch zugleich die Höhelage der Stimmritze.

IV. Die bewegenden Kräfte im Kehlkopf[2]).

1. Übersicht.

Der größte Teil der Kehlkopfmuskulatur stellt einen Sphinkter für die Luftröhrenmündung dar. Dieser Schließmuskel stammt von der Ringmuskulatur des Schlundes ab. Man kann an ihm, wie das untenstehende Schema

---

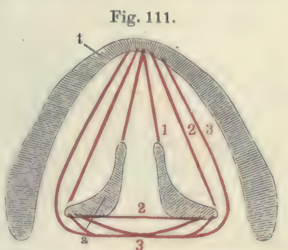
[1]) Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte 1889. J. Neumann (Ungar. Arch. f. Med. 3, 204, 1894) gibt nach Tierversuchen an, daß der Glottisschluß stets im Tiefstande mit gesenkten Stimmfortsätzen erfolge. — [2]) Außer der im Text zitierten Literatur über die Kehlkopfmuskeln seien noch folgende Arbeiten genannt: Jelenffy, Der *M. vocalis* und die Stimmregister. Arch. f. d. ges. Physiol. 22 (1880). H. v. Meyer, Unsere Sprachwerkzeuge und ihre Verwendung zur Bildung der Sprachlaute, Leipzig 1880. Hooper, Experim. researches on the tension of the vocal bands. Harvard medic. school. Physiol. Labor. und Trans. Amer. Laryng. Assoc. 1883. Martel, Étude expérim. sur les fonctions du M. thyro-cricoïdien, Arch. Physiol. norm. et pathol. 1883. Moura, Physiol. du muscle cricothyréoidien, Ann. d. malad. de l'or. et du lar. 1885. A. Jacobson, Zur Lehre vom Bau und der Funktion des *M. thyreoarytaenoideus* beim Menschen, Arch. f. mikr. Anat. 29 (1887). Hubert, Sur le mode de vibration des membranes et le rôle du muscle thyreoaryténoidien, Compt. rend. Acad. scienc., Paris 1891. Stuart, The mode of closure

(Fig. 111) zeigt, drei Schichten unterscheiden. Durch die mehrfache Unterbrechung des Sphinkterzuges werden seine einzelnen Teile beim Menschen in den Stand gesetzt, die zwischen sie eingeschalteten Stellknorpel und mit ihnen die Stimmbänder in verschiedenartigster Weise zu beeinflussen.

Als diesem Sphinkter einigermaßen antagonistisch stellen sich einige längs oder schräg verlaufende Muskeln dar, der *M. cricothyreoideus* und teilweise die *Cricoarytaenoidei.*

Eine Beschreibung der Wirkung jedes einzelnen Muskels bleibt hier außer Betracht. Wir überblicken sie vielmehr zunächst in ihrem Ineinandergreifen, um dann die Wirkung einiger der wichtigsten noch näher zu betrachten.

Fig. 111.



Horizontalschnitt des Kehlkopfes mit schematischer Einzeichnung der Spinktermuskulatur (aus Henle-Merkel). *t Cart. thyreoidea. a Cart. arytaenoidea.*

Zum vollständigen Schluß der Stimmritze müssen sich außer den inneren Bändern der Stimmbänder auch die *Processus vocales* der Stellknorpel bis zur Berührung nähern und, was hiermit notwendig zusammenhängt, die Körper der Stellknorpel etwas nach der Medianlinie heranrücken. Die hauptsächlichste Sicherung dieses Zusammenhaltes geschieht durch die Wirkung des *M. arytaenoideus transversus.* So bestimmt aber dieser das Heranrücken der Stellknorpel im ganzen bewirkt, so wenig kann er allein den Glottisschluß bewirken, da seine isolierte Funktion die Stimmfortsätze vielmehr zum Klaffen bringen würde. Zum mindesten müssen daher die beiderseitigen *Mm. thyreoarytaenoidei vocales* sich gleichzeitig kontrahieren und die Einwärtsstellung der Stimmfortsätze aufrecht erhalten. Da aber weder der Schildknorpel noch die Stellknorpel feste Punkte darstellen, sie also durch Kontraktion des *M. vocalis* einander einfach genähert werden würden, müssen sie in Muskeln Rückhalt finden, die jener Wirkung des Stimmlippenmuskels entgegenwirken. Das leistet nach vorn zu natürlich der *M. cricothyreoideus.*

H. v. Meyer vergleicht die Unterbrechung des Muskelzuges *Cricothyreoideus—Thyreoarytaenoideus—Cricoarytaenoidei* treffend mit der Einschaltung des beweglichen Schulterblattes in den Zug des Muskelpaares: *M. serratus magnus* und *M. rhom-*

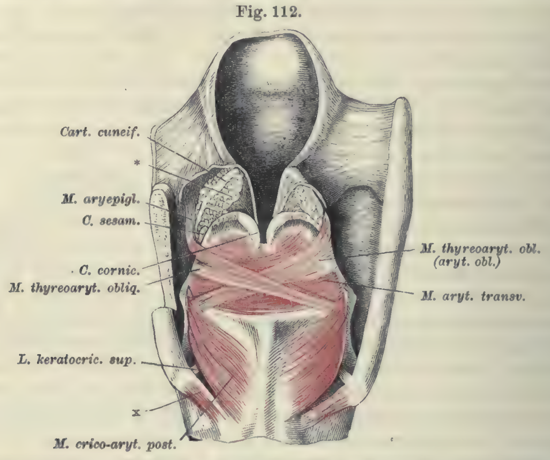
---

of the larynx, Journ. of Physiol. 1892. J. Neumann, Über einige bisher noch nicht beobachtete Bewegungen der Stimmbänder bei der Phonation, Internat. Zentralbl. f. Laryngologie 1894. Reinke, Untersuchungen über d. menschl. Stimmband, Fortschr. d. Med. **13**, 469, 1895. H. Neumayer, Untersuchungen über die Funktion d. Kehlkopfmuskeln, Arch. f. Laryng. **4**, 323, 1896. M. Grossmann, Experimentelle Untersuchungen ü. d. funkt. Ausschaltung einzelner Muskeln usw., Arch. f. d. ges. Physiol. **73**, 184, 1898. Happel, Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der einzelnen Kehlkopfmuskeln, Klin. Jahrb. **7**, 189, 1898. Kuttner u. Katzenstein, Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Kehlkopfes, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 274. P. H. Eykman, Die Bewegung der Halsorgane usw., Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 536, 1904. François-Franck, Explorations graphiques et photographiques simultanées des mouvements intrinsèques du larynx, Compt. rend. soc. biologie **1**, 960, 1904. Katzenstein und du Bois-Reymond, Über stimmphysiologische Versuche am Hunde. Sitzungsber. d. physiol. Ges. Berlin, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1905, S. 551.

boides, die ja in Hinsicht auf die Bewegungsmöglichkeit des Scapula ebenfalls als Antagonisten bezeichnet werden können.

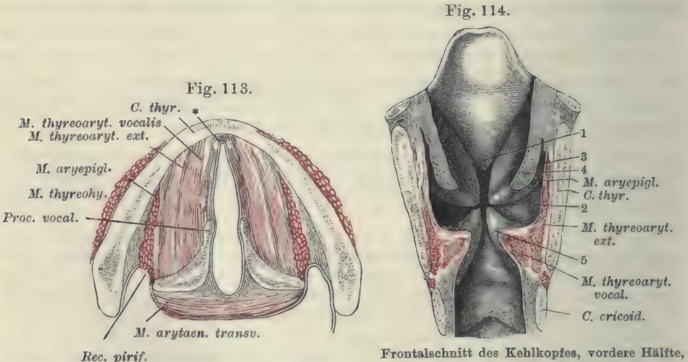
Schwerer verständlich ist die Muskelwirkung, die das Vornüberkippen der Stellknorpel verhindert. Da ein einzelner Muskel jederseits, der nur für diese

Fig. 112.



Kehlkopf von hinten (nach Henle-Merkel).

Die Schleimhaut des Ösophagus, soweit sie die Muskeln der hinteren Kehlkopfwand deckt, ist neben einem Teile der äußeren Platte der *Plica aryepiglottica* entfernt; die hintere obere Ecke der linken Lamelle der *Cart. thyreoidea* weggeschnitten. * Schleimdrüsen. *x M. kerato-cricoid. (Var.).*



Horizontalschnitt des Kehlkopfes durch die Basen der *Cartt. arytaenoideae* (nach Henle-Merkel).

* Elastisches Knötchen *(Macula flava)* am vorderen Ende des Stimmbandes.

Frontalschnitt des Kehlkopfes, vordere Hälfte, von innen (nach Henle-Merkel).

Querschnitt der *Mm. thyreoarytaenoidei. 1* Wulst der *Epiglottis. 2 Ventriculus laryngis. 3 Appendix* desselben. *4 Plica ventricularis. 5 Plica vocalis.*

Wirkung in Betracht käme, nicht existiert, müssen Muskeln, die sonst noch andere Bedeutung haben, in dieser Richtung zusammenwirken. Den *Crico-arytaenoideus posticus* betrachtet man als einen Abduktor des Stimm-

fortsatzes und in dem eben erwähnten Sinne als Antagonisten des *M. vocalis* und des Cricothyreoideus [viele ältere Autoren, von neueren unter anderen v. Meyer[1]), J. Neumann[2])]. Damit aber der Schluß der Stimmritze in ihrer ganzen Länge erreicht wird, muß die abduzierende Komponente in der Posticuswirkung durch adduzierende Wirkung anderer, ebenfalls zugleich stimmbandspannender Muskeln compensiert werden.

Adduktoren in diesem Sinne sind der *Thyreoarytaenoideus internus* und *externus*, sowie Teile des *Cricoarytaenoideus lateralis* und unter Umständen der Cricothyreoideus. Diesen nach vorn ziehenden Muskeln steht als Rückhalt für die Stellknorpel das Ligament zum Ringknorpel, unterstützt von dem Posticus, einem anderen Teil des *Cricoarytaenoideus lateralis* und vielleicht den *Arytaenoidei obliquii* gegenüber.

Beim Aneinanderlegen der Stimmbänder unter Offenbleiben einer kleinen dreieckigen Lücke zwischen den Stellknorpelkörpern („Gardinenstellung" nach du Bois-Reymond und Katzenstein) fällt der *Arytaenoideus transversus* als nicht oder nicht stark kontrahiert aus der Reihe der übrigen genannten Muskeln heraus, und es erfolgt die Adduktion wahrscheinlich unter besonders starker Beteiligung des *Thyreoarytaenoideus externus*. Hierüber siehe unten Näheres.

Mäßig weite Öffnung der Stimmritze ist der Effekt des elastischen Gleichgewichtszustandes aller ruhenden Kehlkopfmuskeln, wie es nach dem Tode besteht, wenn die Starre erloschen ist.

Diese „Kadaverstellung" (v. Ziemssen) kann aber durch die Kontraktion der an Masse überwiegenden Glottisschließer bei der Totenstarre modifiziert und nahezu in Glottisschluß übergeführt werden [Neumayer[3])].

Bei der ruhigen Atmung ist übrigens die Stimmritze etwas weiter als in der Kadaverstellung. Über die Gründe hierfür vgl. Kuttner u. Katzenstein (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1898, S. 274).

Die aktive Erweiterung der Stimmritze beim Einatmen verlangt Erschlaffung der adduktorischen Fasern in den *Arytaenoidei transversus* und *obliquus*, zugleich auch wohl der *Mm. vocales* und gleichzeitige Kontraktion der Abduktoren (*Cricoarytaenoideus posticus* in Gemeinschaft mit dem *Cricoarytaenoideus lateralis*).

Bei dem Wechsel zwischen enger und weiter Stimmritze geht die Bewegung der Stellknorpel, wie schon oben bei Gelegenheit der Bewegungsmöglichkeiten bemerkt, nicht in so einfacher Drehung um eine vertikale Achse vor sich, wie man nach dem laryngoskopischen Bilde vermuten könnte, sondern es treten die erwähnten Hebungen und Senkungen der Stimmfortsätze hinzu, die die Gesamtbewegung komplizierter machen und in ihrer Bedeutung für die Stimmbildung nicht klar sind. Verhältnismäßig am einfachsten stellt sich noch die Wirkung des *M. arytaenoideus transversus* dar, wenn er die beiden Knorpel einander nähert. Dadurch aber, daß sie auf schiefer, etwas

---

[1]) a. a. O. — [2]) Ung. Arch. f. Med. 1894 und Stud. a. d. Anat. Instit. Budapest. Wiesbaden 1895, S. 204. — [3]) Arch. f. Laryng. **4**, 323, 1897. Vgl. hierzu auch Fein, Die Stellung der Stimmbänder an der Leiche, Arch. f. Laryng. **11** (1901). Fein findet die Stimmbänder unmittelbar nach dem Tode adduziert und später durch die Totenstarre abduziert.

gebogener Bahn heraufgleiten, wird auch die Lage der Knorpelachsen zur Vertikalen etwas geändert. Doch ist das wohl von geringerer Bedeutung.

H. v. Meyer[1]) u. a. weisen mit Recht darauf hin, daß die längeren (hinteren) Fasern des Transversus neben der zusammenrückenden Wirkung auf die ganzen Stellknorpel diesen ein Drehungsmoment im Sinne der Abduktion der Stimmfortsätze erteilen müßten, wenn der Transversus allein funktionierte.

Die Muskeln, die in ihrer Gesamtheit das Vornüberkippen der Stellknorpel verhüten, treten durchweg in so eigentümlich schiefer Richtung an die Knorpel heran, daß die Wirkung des einzelnen eine verwickelte Drehung des Stellknorpels bedingt. Das gilt besonders für den kräftigen Posticus, der den Muskelfortsatz nach der Mitte und hinten unten hinzieht und damit ein Hintenübersinken des Knorpels nach der Medianlinie hin bewirkt. Dabei geht der Stimmfortsatz nach außen und oben, das Stimmband wird lateral verschoben und gehoben. Wird durch den Transversus das Auseinanderweichen der Stellknorpel verhindert, die Abduktion aber unterstützt, so muß die Stimmritze rautenförmige Gestalt annehmen.

Auch die Wirkung des *Cricoarytaenoideus lateralis*, für sich allein betrachtet, ist verwickelt. Er zieht den Stellknorpel von der Höhe der Ringknorpelplatte seitwärts herunter — ist also insoweit Antagonist des *Arytaenoideus transversus*, zieht aber auch den Muskelfortsatz nach außen unten, hebt dadurch den Stimmfortsatz nach innen oben — ist also in dieser Hinsicht Antagonist des Posticus und des Transversus zugleich.

In anderer Hinsicht antagonistisch wirken die beiden „Adduktoren" *Cricoarytaenoideus lateralis* und *Thyreoarytaenoideus externus* (der vom *Th. internus s. vocalis* unsicher abtrennbare Teil des Stimmuskels), indem ersterer den Muskelfortsatz abwärts, den Stimmfortsatz also aufwärts bewegt, während letzterer umgekehrt wirkt. — In richtiger Stärkeabstufung miteinander wirkend werden die beiden Muskeln den Stimmfortsatz der Mittellinie nähern, ohne ihn zu heben oder zu senken [H. v. Meyer[2])].

2. Der Stimmlippenmuskel, *M. thyreoarytaenoideus internus s. vocalis.*

Der *M. vocalis* ist der Stimmlippe eingelagert, bildet gewissermaßen dessen Hauptmasse. Die Figuren zeigen seine Anordnung besser als eine Beschreibung. Der freie Innenrand, das im engeren Sinne Stimmband genannte elastische Band, setzt sich jederseits an den Stimmfortsatz des Stellknorpels an, endigt vorn an der Innenwand des Schildknorpels.

Die elastischen Fasern im Stimmband, insbesondere an seiner vorderen Anheftung am Schildknorpel (wo ein kleines dreieckiges Knorpelstück [*Proc. vocalis anterior*] eingeschaltet ist), zeigen eine charakteristische, funktionell wohl nicht bedeutungslose Anordnung [Katzenstein[3])]. Fig. 115 zeigt, nach Katzenstein, diese Anordnung schematisch. Die Faserzüge *ee'*, *ff'*, *bb'*, *cc'* stellen Hemmungen gegen die Verlängerung, die Bogen *aa'*, *dd'* dagegen Hemmungen gegen die Verbreiterung des dreieckigen Knorpels unter dem Zuge des Stimmlippenmuskels dar. Diese Faserzüge verleihen also diesem funktionell sehr stark in Anspruch genommenen Knorpelstückchen die nötige Widerstandskraft gegen den Zug des *Thyreoarytaenoideus*.

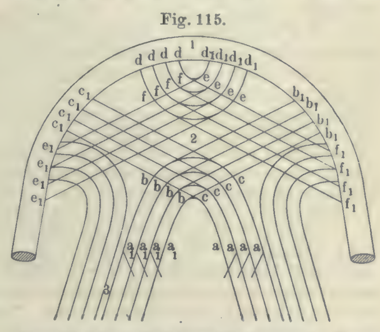
---

[1]) Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte 1889. — [2]) Ebenda 1889, S. 431. — [3]) Sitzungsber. d. Berl. physiol. Gesellsch., Juni 1901; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901, Suppl. S. 263, u. Arch. f. Laryng. **13** (1902).

Die Funktionsweise dieses Muskels ist jedenfalls keine einfache. Früher, als man den bindegewebig-elastischen Innenrand als das für die Tongebung allein Maßgebende ansah, es mit einer gespannten Saite verglich („*Chorda vocalis*"), lag es nahe, den *M. vocalis* als Entspanner dieser Chorda zu betrachten, dessen Kontraktion ihre beiden Endpunkte einander nähern müßten. Man dachte ihn sich so recht eigentlich als Antagonisten des Cricothyreoideus, des „Spannmuskels".

Bei dieser Auffassung mußte angenommen werden, daß die Tonhöhenregulierung durch Veränderung der Dehnung der Stimmbänder, mit anderen Worten durch Änderung des Abstandes ihrer vorderen und hinteren Endpunkte zustande komme, wobei den Muskeln an der Rückseite des Ringknorpels die Aufgabe zugeschrieben wird, die Stellknorpel auf dem Ringknorpel zu fixieren, während in der beschriebenen Weise der *M. cricothyreoideus* spannend, der *M. vocalis* entspannend auf das Stimmband wirkte. Grützner bezeichnet den *M. vocalis* in erster Linie als einen Erschlaffer des Stimmbandes *Sensu strictiori*, ohne freilich zu verkennen, daß die wichtigere funktionelle Bedeutung in anderer Richtung zu suchen ist. In manche Lehrbücher ist dann jener Ausdruck Grützners einfach in der Form übergegangen, daß der Vocalis der Erschlaffer der Stimmbänder sei.

Fig. 115.



Verlauf der elastischen Fasern im knorpeligen *Proc. vocalis anterior* (nach Katzenstein).

Ich halte diese Auffassung mit Vierordt, Ewald u. a. für unzutreffend und würde den *M. vocalis* eher einen Spanner der Stimmlippe nennen. Es gibt ja heute wohl niemand mehr, der die Schwingungsweise der Stimmbänder derjenigen zweier Gummimembranen gleichsetzen wollte, die über ein zylindrisches Rohr gespannt sind und sich mit ihren freien Rändern gerade noch berühren. Ewald hat in dem Prinzip der Polsterpfeifen (s. unten S. 736) das Gegenstück zu der zweilippigen Membranpfeife aufgestellt. Bei dieser die Schwingung in der Längsrichtung des Rohres, bei jener, der Polsterpfeife, in der Querrichtung. Ich halte es ja für noch nicht erwiesen, daß die Stimmbänder in allen Fällen nach dem Prinzip der Polsterpfeifen, also transversal zur Strömungsrichtung der Atmungsluft, schwingen. Daß aber ein seitliches Auseinanderweichen der Stimmbänder bei der Phonation erfolgt, zeigt die stroboskopische Kehlkopfbeobachtung (s. unten) aufs deutlichste. Während Zusammenziehung des *M. vocalis* die freien elastischen Stimmbandränder eher entspannen als spannen wird, muß sie die seitliche Durchbiegung des gesamten, der Stimmlippe eingelagerten Muskels erschweren, weil das Ganze fester, starrer wird. Man kann annehmen, daß bei starker Kontraktion des *M. vocalis* und verhältnismäßig schwächerer der „Antagonisten" (Cricothyreoideus und Cricoarytaenoidei) die muskulöse Stimmlippenmasse wenig schwingungsfähig sein wird, während das schmale, freie,

elastische Band leicht membranartig schwingt, daß dagegen bei mäßiger aktiver Kontraktion des Vocalis und mehr passiver Dehnung die Gesamtstimmlippe leichter in Schwingung gerät.

Die Haupttätigkeit des *M. vocalis* sehe ich also in der feineren Abstimmung der Spannung, bzw. des Widerstandes gegen Durchbiegung der Stimmlippe.

Die Tätigkeit des Muskels hierbei ist anders als bei den meisten Skelettmuskeln. Wenn auch bei diesen sich oft das Kontraktionsbestreben geltend machen wird, während Antagonisten oder äußere Kräfte die Verkürzung hindern, ist eine solche Aktion doch meistens eine unnütze Kraftvergeudung.

Daß die Reizung des im Stimmbande enthaltenen Muskels dessen Schwingungszahl beim Anblasen unter Umständen erhöhen kann, ist zweifellos. Die Versuche am künstlichen Kehlkopf mit lebendigen Muskeln als Stimmlippen (Harless, Ewald) sprechen sehr anschaulich hierfür. Aber auch das Umgekehrte ist möglich.

Ewald stellt einen solchen Kehlkopf her, indem er eine vierseitige Röhre (5 × 10 mm Querschnitt) dachgiebelförmig abschneidet und auf jede der Hälften einen Froschsartorius mittels eines Holzrahmens aufpreßt; kleine Pinsel leiten diesem den zur Erregung nötigen Induktionsstrom zu. Der Muskel kann sich bei der Reizung natürlich nicht verkürzen, gleichwohl geht der Ton dieses Kehlkopfes nach Anblasen sofort in die Höhe, sobald die Muskeln gereizt werden. Ewald bekam Tonerhöhung bis zu einer Quart.

Harless (op. cit. S. 598) hatte den *Rectus abdominis* verwendet und erhielt Tonvertiefung wahrscheinlich durch Verdickung des an seinen Enden nicht genügend befestigten Muskels bei der Reizung.

Ich verwende zur Demonstration eine etwas einfachere Vorrichtung als Ewald, die ebenfalls sehr deutlich die Tonerhöhung zeigt. Über eine Holzröhre von ähnlichen Dimensionen wie bei Ewald, nur mit schmalerem Schlitz (5 mm), die aber gerade abgeschnitten ist, ist ein Sartorius so gespannt, daß sein einer Rand dem Holz fest aufliegt, während der andere den Innenrand des Spaltes nur lose berührt; dies ergibt eine einlippige Pfeife. Unter den Muskel sind an beiden Enden dünne Platindrähte geschoben. Die Pfeife wird mit einem Blasebalg schwach angeblasen, und nach Beginn des Tönens wird auf kurze Zeit mit Induktionsstrom gereizt.

Mit dieser wie mit Ewalds Vorrichtung kann man zeigen, daß die Tonerhöhung stärker ist, wenn der freie Muskelrand gereizt wird, als wenn die mehr nach dem aufliegenden Rande zu liegenden Teile gereizt werden.

In dem letztgenannten Versuche kann man schon einen Hinweis auf die Tatsache sehen, daß auch beim Stimmuskel durch ungleiche Kontraktion einzelner Teile erstens die Spannung in den einzelnen Querportionen des Stimmbandes verschieden ausfallen muß, daß aber zweitens auch die Gestalt des ganzen Stimmbandes, im Querschnitt gesehen, sich ändert.

Daß solche Gestaltänderungen in vivo vorkommen, zeigt die Verschiedenheit des laryngoskopischen Bildes von dem in Bruststimme und dem in Falsettstimme tönenden Kehlkopf (s. unten).

Grützner insbesondere hat betont (op. cit. S. 54), daß außer den in der Stimmbandrichtung vom Schildknorpel zum Körper und Stimmfortsatz des Stellknorpels ziehenden langen Fasern des *M. vocalis* Fasern komplizierterer Richtung vorhanden sind, schräge Faserzüge, die in dem elastischen Bande und der Schleimhaut endigen und hauptsächlich aus der als *M. thyreoarytaenoideus externus* bezeichneten Muskelportion herkommen, zum Teil auch (nach Grützner) zu den falschen Stimmbändern hinauf verlaufen. Ihre

Wirkung läßt sich aus ihrem Verlauf nicht eindeutig bestimmen, da sie je nach dem Kontraktionszustande der übrigen Portion wechseln kann. Teils wird es sich um ein Herabziehen des ganzen Stimmbandes handeln, teils, wie Grützner meint, um Abplattung und Verbreiterung der schwingungsfähigen Platte.

Neuerdings hat auf die Dickenänderung H. Woods[1]) hingewiesen, demzufolge laryngoskopisch zu beobachten wäre, wie die vertikal verlaufenden Fasern im Thyreoarytaenoideus die Gestalt des schwingenden Teils verändern.

3. Der *M. cricothyreoideus.*

An diesem Muskel werden zwei Portionen unterschieden, die man auch als *M. cricothyreoideus rectus* und *obliquus* bezeichnet hat. Die Funktion beider Teile zusammen muß in gegenseitiger Annäherung des Ring- und Schildknorpels bestehen. Trotz dieser scheinbaren Einfachheit seiner Wirkungsweise ist viel über den Muskel geschrieben worden. Früher, als noch nicht viele Erfahrungen am lebenden Objekt gesammelt waren, lag es nahe, den Ringknorpel als Punctum fixum, den Schildknorpel als Punctum mobile zu betrachten. Magendie, Longet und viele neuere Autoren[2]) haben aber gezeigt, daß eher das Gegenteil richtig ist; der Ringknorpel wird vorn gehoben. Denkt man sich die Stellknorpel auf dem Ringknorpel fixiert, so muß Kontraktion des Cricothyreoideus die beiden Ansatzpunkte des Stimmbandes voneinander entfernen, die Stimmlippen also spannen. Da aber der Cricothyreoideus nur ein Glied in dem ganzen Muskel- und Knorpelsystem ist, in dessen Mitte der Stimmlippenmuskel liegt, ist es nicht ganz richtig, ihn als den „Spannmuskel" *κατ' ἐξοχήν*, zu bezeichnen. Es ist richtig, daß seine Ausschaltung durch Lähmung die Herstellung normaler Spannung verhindert und die Stimme rauh und tief macht, aber dasselbe wäre bei einer isolierten Lähmung des *M. vocalis* der Fall.

Nach Ansicht einiger Autoren (Cohen-Tervaert[3]) und andere) soll der Cricothyreoideus bei seiner Zusammenziehung den Winkel zwischen den beiden Schildknorpelplatten spitzer machen und auf diese Weise das Stimmband dehnen. Wenn derartiges beim Menschen überhaupt in nennenswertem Umfange vorkommt, so geschieht das doch wohl nur bei jugendlichen Individuen. Eine allgemeine Bedeutung kommt dieser behaupteten Muskelwirkung nicht zu.

Geteilt sind die Meinungen darüber, ob man den *M. cricothyreoideus* als Adduktor der Stimmfortsätze aufzufassen habe. Sicher ist, daß er für sich allein volle Medianstellung des Stimmbandes nicht bewirken kann. Seine „spannende" Wirkung muß sich darin äußern, daß er Stimmfortsätze und Stimmband in annähernd gerade Linien zu stellen trachtet. Bei abduzierten Stimmfortsätzen, aber durch den Transversus zusammengehaltenen Stellknorpelkörpern (Rautenform der Glottis), würde der Cricothyreoideus-Zug adduzierend wirken. Bei aneinanderliegenden Stimmbändern, aber auseinandergezogenen Stellknorpeln (kleine dreieckige Glottis) kann der Zug des „Spannmuskels" nur abduzierend auf die Stimmfortsätze wirken.

---

[1]) Journ. Anat. and Physiol. 27, 431, 1893. — [2]) Vgl. u. a.: Jelenffy, Arch. f. d. ges. Physiol. 1873; Onodi, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1888; Neumayer, Arch. f. Laryng. 1896; Jurasz, ebenda 1901; Barth, ebenda 1902. — [3]) Internat. Zentralbl. f. Laryng. 1886.

Zusammenfassung. Als wesentlich möchte ich noch einmal hervorheben, daß man die Funktion keines einzigen der Kehlkopfmuskeln mit einem Schlagwort bezeichnen kann, das die Wirkungsweise des Muskels auch nur einigermaßen erschöpfend charakterisiert. Wenn, um ein Beispiel herauszugreifen, Onodi in seiner Monographie über die Kehlkopfinnervation die Funktion der Kehlkopfmuskeln kurz folgendermaßen darstellt (S. 152 f.): „Es ist bekannt, daß die Erweiterung der Stimmritze, die Abduktion der Stimmbänder, der *Musculus cricoarytaenoideus posticus*, die Verengerung der Stimmritze, die Adduktion der Stimmbänder, der *Musculus cricoarytaenoideus lateralis*, der *M. arytaenoideus transversus* und die *Musculi thyreoarytaenoideus ext.* und *int.*, die Spannung der Stimmbänder der *M. cricothyreoideus,* den Schluß des Kehlkopfeinganges die *Musculi ary- et thyreoepiglottici* besorgen", so ist das natürlich alles richtig, bedeutet aber eine viel zu einseitige Auffassung der Funktion jedes einzelnen Muskels, und Onodi selbst würde wohl nicht glauben, damit die Wirkungsweise der Muskeln genügend charakterisiert zu haben.

Bedenklich ist schon die übliche Bezeichnung des Cricothyreoideus als Spanner, des Vocalis als Entspanner, oder, wie bei Onodi, als Adduktor. Die Worte verführen zu einer schiefen Auffassung. Den Cricothyreoideus kurz als Spanner zu bezeichnen, hätte einen Sinn, wenn man behaupten könnte, daß er nur im groben zur Widerstandsleistung gegen den Zug des Vocalis da wäre, und alle feinere Spannungsregulierung vom Vocalis allein besorgt würde. Aber wer wird bei dem heutigen Stande der Kenntnisse so weit gehen wollen! Etwa das Gegenteil bringt man zum Ausdruck, wenn man mit Simanowski[1]) den Cricothyreoideus als musikalischen Muskel bezeichnet, der die Tonhöhe reguliert. Das ist eine noch gröbere Auffassung.

Wie kompliziert die Verhältnisse der Muskulatur und Innervation des Kehlkopfes sind, ergibt sich insbesondere aus dem nachfolgenden Kapitel und ganz speziell aus dem Problem der Medianstellung der Stimmlippen bei Posticuslähmung, das sich in so seltsamer Weise in den Mittelpunkt des Interesses und der Debatte geschoben hat.

Einzelnen Muskeln im Kehlkopf muß man, wie wir sahen, geradezu in sich selbst antagonistische Wirkungen zuschreiben, wie man den *M. cricoarytaenoideus lateralis* und den *Arytaenoideus transversus* sowohl als Adduktoren, wie als Abduktoren in Anspruch nehmen muß. Die anatomische Einheit ist hier keine physiologische, funktionelle Einheit. Außerdem kann ein und dasselbe Faserbündel verschieden wirken, je nach der Kombination mit der Wirkung dieses oder jenes anderen Muskels. Die Hauptquelle all dieser Komplikationen liegt in der vielseitigen Beweglichkeit des Stellknorpelgelenkes.

V. Die Innervation des Kehlkopfes[2]).

1. Allgemeines.

Die Darstellung der Innervationsverhältnisse des Kehlkopfes bietet zurzeit noch Schwierigkeiten. In mehr als einem wichtigen Punkte sind die Auffassungen, ja sogar die tatsächlichen Angaben der Autoren widersprechende,

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. 42, 104, 1888. — [2]) Vgl. hierzu Onodi, Die Anatomie und Physiologie der Kehlkopfnerven. Berlin (Coblentz) 1902.

und es ist speziell für den Physiologen nicht leicht, den Wert der einzelnen Argumente gegeneinander richtig abzuwägen, da hier offenbar die Pathologie das letzte Wort zu sprechen hat. Gerade beim Kehlkopf mit seiner beim Menschen, gegenüber selbst den höchsten Wirbeltieren so außerordentlich gehobenen Bedeutung und funktionellen Vervollkommnung ist es besonders mißlich, das Tierexperiment zur Entscheidung heranzuziehen. Wo die vivisektorischen Erfahrungen an Katzen, Kaninchen, Hunden und Affen mit den Erfahrungen der Kliniker schlecht übereinstimmen, wird man geneigt sein, den letzteren ein wesentlich höheres Gewicht beizulegen. Das Unglück will es nun noch gar, daß auch die Laryngologen unter sich, und ebenso die Vivisektoren unter sich zu so ungleichen Resultaten gekommen sind, daß kaum eine andere Deutungsmöglichkeit bleibt, als die Annahme wichtiger Verschiedenheiten der physiologischen Verhältnisse nicht nur bei den verschiedenen Tierarten, sondern in gewissem Maße sogar bei den einzelnen Individuen.

Bedeutsame, den Laryngologen fernliegende Probleme der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie spielen in das fragliche Gebiet mit hinein und harren zum Teil noch der Lösung.

Fig. 116.

Kehlkopfnerven (Hund) nach Onodi.

Gs oberes Ganglion des Halssympathicus. *V* Vagus. *Ls* oberer Kehlkopfnerv. *Rph Ramus pharyngeus vagi.* *Ri Ramus internus n. lar. sup.* *Re Ramus externus n. lar. sup.* c_1 Verbindung zwischen dem *Ram. pharyng. vagi* und dem *Ram. ext. n. lar. sup.* c_2 Verbindung zwischen dem *Ram. phar. vagi* und dem unteren Kehlkopfnerven. *Rt Ramus tracheal. n. lar. sup.* *VS* Vagosympathicus. *Li* unterer Kehlkopfnerv. *Mc Musculus cricothyreoideus.* *Tr* Luftröhre. *Oe* Speiseröhre.

Diese Gründe bedingen es, daß wir eine befriedigende Darstellung der Innervationsverhältnisse des Kehlkopfes zurzeit noch nicht besitzen, und der Verfasser ist sich darüber klar, daß die vorliegende Behandlung des Stoffes, auch abgesehen von der durch die Raumverhältnisse bedingten Kürze, eine befriedigende nicht sein kann und vor allem in der Ausnutzung des klinischen Materials Lücken bestehen lassen mußte, die dem Kliniker auffallen mögen.

Der Kehlkopf erhält jederseits zwei Nerven, einen *N. laryngeus superior* und *inferior*. Ihre feineren Verästelungen und Verbindungen weisen mannigfaltige Varietäten auf. Sie bleiben nicht streng auf einer Seite, sondern können auf die Gegenseite übergreifen [1], und zwar scheint dies besonders bei den sensiblen Nervenfasern der Fall zu sein.

Zwischen oberem und unterem Kehlkopfnerven sind ebenfalls Verbindungen vorhanden (Hyrtl). Beim Hunde ist ein besonderer Kommunikationsast

---

[1]) Gegenbaur, Mandelstamm, Weinzweig, Onodi u. a.; Literatur im einzelnen s. bei Onodi.

zwischen dem *Ramus pharyngeus Vagi* und dem *Recurrens* festgestellt worden (s. Fig. 116 a. v. S.).

Erwähnenswert ist hinsichtlich des Recurrens noch, daß sein seltsamer Verlauf um den Aortenbogen bzw. die *Arteria subclavia* herum nicht bei allen Tieren gefunden wird. Tiere mit langem Halse, wie Lama oder Vicunna, haben einen *Laryngeus inferior*, der direkt zum Kehlkopf tritt (v. Schuhmacher [1]).

Einen besonderen *N. laryngeus medius*, wie ihn Exner beim Hund und Kaninchen als Ast des *Ramus pharyngeus n. vagi* fand, besitzt der Mensch nicht, doch sind funktionell gleichwertige Fasern vorhanden, die nur nicht zu einem besonderen Nervenstämmchen zusammengefaßt sind. Beim Hunde wechseln die Verhältnisse (Katzenstein [2]).

Die übliche Lehre, daß der *N. laryngeus inferior s. Recurrens* der hauptsächlichste motorische Nerv, der *N. laryngeus superior* der sensible Nerv des Kehlkopfes und zugleich der Bewegungsnerv für den *M. cricothyreoideus* sei, steht festbegründet [3]). Im einzelnen aber gibt es eine Menge Schwierigkeiten, die, wie oben angedeutet, hauptsächlich darauf beruhen, daß bei den geeigneten Versuchstieren die Stimme wenig modulationsfähig, der Einfluß der Schädigung einzelner Muskeln und Nerven auf ihren Klang also nicht leicht zu studieren ist, beim Menschen andererseits streng isolierte Schädigungen schwer zur einwandfreien Beobachtung kommen.

Feststehend ist folgendes: Zerstörung eines *N. recurrens* bedingt Stillstand der gleichseitigen Stimmlippe, Zerstörung der oberen Kehlkopfnerven vernichtet die Kehlkopfreflexe und macht die Stimme rauh und heiser. Letzterwähnte Tatsache beruht ersichtlich auf der Lähmung des *M. cricothyreoideus*, der normalerweise teils als aktiver Spanner des Stimmbandes, teils als elastischer Widerstand gegen die spannende Wirkung der nach hinten ziehenden Muskeln und gegen die Kontraktion des *M. vocalis* selbst in Betracht kommt und die Stellung von Ring- und Schildknorpel gegeneinander beherrscht.

2. Die Wirkung der Reizung und Durchschneidung der Kehlkopfnerven.

Der motorische Anteil des *Laryngeus superior* liegt im *Ramus externus*. Seine isolierte Durchschneidung hat schon Longet [4]) ausgeführt, und zwar am Hunde, dessen Gebell danach rauh wurde. Unter Vierordts Leitung arbeitend erzielte G. Schmidt [5]) denselben Effekt, auch durch Ablösung des Muskels selbst. Die Stimme wurde deutlich tiefer, besonders bei beiderseitiger Durchschneidung, außerdem das Stimmband ersichtlich schlaff und minder präzis in seinen Bewegungen. Hohe Töne wurden unmöglich.

Ähnlich ist nach Angaben von Pathologen der Erfolg isolierter Lähmung des *Cricothyreoideus* beim Menschen [6]).

Elektrische Reizung des *Ramus externus* spannt die Stimmlippen und nähert Ring- und Schildknorpel einander (Longet, l. c. Jelenffy [7]), Schech [8])

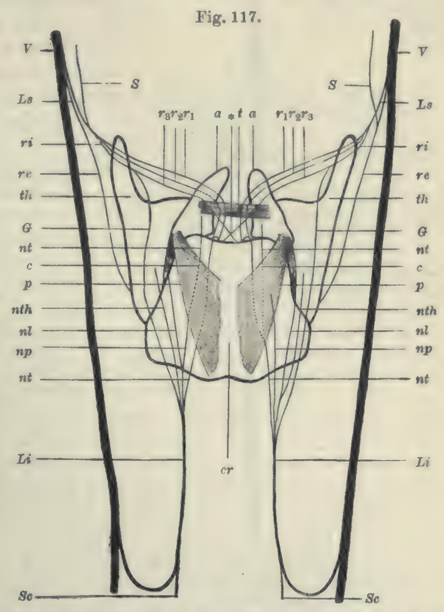
---

[1]) Anatom. Anz. **28**, 156, 1906. — [2]) Arch. f. Laryngol. **10**. — [3]) Nach Neumayer, Sitzber. Münch. morph.-physiolog. Ges. **14**, 142, 1899, soll beim Menschen der *M. transversus* und *M. aryepiglotticus* gemeinsam vom *Lar. sup.* und *inf.* versorgt werden. — [4]) Traité de physiol. **3**, 730 (3. Aufl.), Paris 1869. — [5]) Die Laryngoskopie bei Tieren, experim. Stud. a. d. physiol. Institut Tübingen 1873. — [6]) Vgl. Riegel, Deutsch. Arch. f. klin. Med. **7**, 204, und Handb. d. spez. Path. u. Ther. von v. Ziemssen **4**, 1, 440. Leipzig 1876. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **7** (1873). — [8]) Berlin. Klin. Wochenschr. 1873 und Zeitschr. f. Biol. **9**, 270, 1873.

und andere). Auf die Stimmlippen hat die Superior-Reizung adduzierenden Erfolg nur dann, wenn die Stimmfortsätze vorher bis zur Kadaverstellung abduziert waren. Glottisschluß kann sie nie bewirken. Nach Kuttner[1]) und Katzenstein[1]) wird bei beiderseitiger Kontraktion des *M. cricothyreoideus* eine geringe Verschmälerung der Stimmritze erzielt, bei einseitiger eine annähernde Parallelstellung der Stimmbänder. Diese Autoren sehen hierin jedoch keinen eigentlichen Adduktionsvorgang, sondern eine durch die stärkere Spannung bewirkte Verschiebung der Stellknorpel und des Ringknorpels. Übrigens wird bei durchschnittenem Recurrens die Glottis etwas weiter, wenn man auch den *Laryng. superior* durchschneidet. Dieselbe Wirkung hat aber auch Cocainisierung der Schleimhaut (s. unten S. 714).

Die Verengerer und Erweiterer der Stimmritze, bzw. die zu ihnen führenden motorischen Nerven weisen nach Grützner[2]) Unterschiede der elektrischen Erregbarkeit auf, die sich übrigens nicht als einfach quantitative darstellen. Bei schwacher Reizung des Vagus sah Grützner Verengerung, bei starker Reizung Erweiterung der Glottis. Auch Simanowski[3]) fand diesen Unterschied. Andere Autoren kamen indessen zu abweichenden, zum Teil gegensätzlichen Ergebnissen. Grützner sieht in dem Verhalten ein Analogon zu dem Ritter-Rolletschen Unterschiede der Erregbarkeit der Nerven, die beim Frosch zu Beugern und Streckern führen. Auch die zeitlichen Verhältnisse sind nicht ohne Bedeutung. Über weitere ähnliche, in

Fig. 117.



Verlauf und Anordnung der motorischen und sensiblen Nerven des menschlichen Kehlkopfes (nach Onodi).

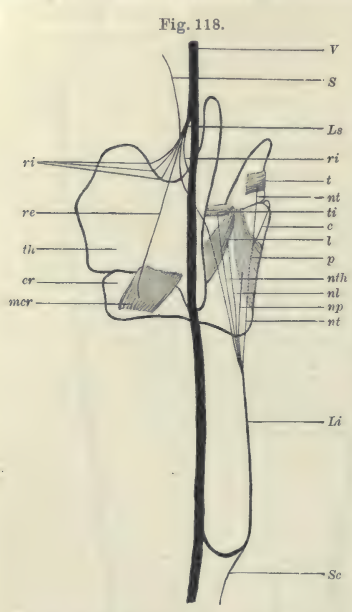
V Vagus. *Ls* oberer Kehlkopfnerv. *ri* der innere Zweig des oberen Kehlkopfnerven. *re* der äußere Zweig des oberen Kehlkopfnerven. *S* Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem. $r_1 r_2 r_3$ Schleimhautzweige des oberen Kehlkopfnerven. *G* Galenische Schlinge. * Kreuzung der sensiblen Fasern. *th* Schildknorpel. *a* Gießkannenknorpel. *cr* Ringknorpel. *l Musculus cricoarytaenoideus lateralis. p Musculus cricoarytaenoideus posticus. t Musculus arytaenoideus transversus. Li* unterer Kehlkopfnerv. *nt* Nerv des *Musculus arytaenoideus transversus. c* Verbindungszweig. *np* Nerv des *Musculus cricoarytaenoideus posticus. nl* Nerv des *Musculus cricoarytaenoideus lateralis. nth* Nerv des *Musculus thyreoarytaenoideus. Sc* Verbindung mit dem Sympathicus und mit den Herznerven.

---

[1]) Arch. f. Laryngol. 8, 7 des Sep.-Abdr. — [2]) Breslauer ärztl. Zeitschr. 5, 190, 1883. — [3]) Internat. Zentralbl. f. Laryng. 1886.

ihrer Deutung aber nicht recht klare Feststellungen vgl. Hooper[1]), Livon[2]), Burger[3]) (bzw. Grützners Ref. hierüber in d. Ergebn. d. Phys. 2, 471 f., 1902.)

Fig. 118.



Verlauf und Anordnung der motorischen und sensiblen Nerven des menschlichen Kehlkopfes (nach Onodi).

V Vagus. *Ls* oberer Kehlkopfnerv. *ri* der innere Zweig des oberen Kehlkopfnerven. *re* der äußere Zweig des oberen Kehlkopfnerven. *S* Verbindung mit d. sympathischen Nervensystem. $r_1 r_2 r_3$ Schleimhautzweige des oberen Kehlkopfnerven. *th* Schildknorpel. *cr* Ringknorpel. *l* ***Musculus cricoarytaenoideus lateralis.*** *p* ***Musculus cricoarytaenoideus posticus.*** *t* ***Musculus arytaenoideus transversus.*** *Li* unterer Kehlkopfnerv. *nt* Nerv des ***Musculus arytaenoideus transversus.*** *c* Verbindungszweig. *np* Nerv des ***Musculus cricoarytaenoideus posticus.*** *nl* Nerv des ***Musculus cricoarytaenoideus lateralis.*** *nth* Nerv des ***Musculus thyreoarytaenoideus.*** *Sc* Verbindung mit dem Sympathicus und mit den Herznerven. *ti* ***Musculus thyreoarytaenoideus.*** *mcr* ***Musculus cricothyreoideus.***

Man wird bei den in Rede stehenden Verhältnissen nicht nur ungleiche Erregbarkeit der einzelnen Muskelnerven in Betracht ziehen müssen, sondern auch die Konkurrenz entgegengesetzt wirkender Fasern zu einem und demselben Muskel, Hemmungs- oder Verlängerungsnerven.

Auch in der Geschwindigkeit des Absterbens der Kehlkopfmuskeln sind Unterschiede beobachtet worden. Die Angaben widersprechen sich aber in diesem Punkte sehr. Jeanselme[4]) und Lermoyez[4]) fanden bei an Cholera gestorbenen Menschen dreiviertel Stunden nach dem Tode die *M. thyreoarytaenoidei* noch gut erregbar, die Postici unerregbar. Semon[5]) und Horsley[5]), Burger[6]), Onodi[7]) und andere fanden Unterschiede im gleichen Sinne bei getöteten Tieren. Jelenffy[8]) vermutet als Ursache hierfür schnellere Auskühlung des Posticus.

Onodi (l. c.) wollte das nachprüfen, indem er einen der freigelegten Postici künstlich erwärmte; dieser Muskel reagierte sogar weniger lange als der nicht erwärmte. Wenn allerdings Onodis Angabe wörtlich zu nehmen ist, und er sein Muskelpräparat mit Wasser erwärmte, so ist sein Resultat nicht merkwürdig; jedenfalls ist Jelenffys Hypothese damit nicht widerlegt.

Übrigens liegen auch Angaben vor, die eine andere zeitliche Folge des Absterbens behaupten. So sah H. Krause[9]) zuerst den Cricothyreoideus absterben. Grützner[10]) fand an ausgeschnittenen Kehlköpfen verschiedener Schlachttiere die Postici länger erregbar als z. B. die Vocales. Das gleiche gibt Chauveau[11]) an.

[1]) New York med. Journ. 1885, 1887, 1888. — [2]) Archives de physiol. norm. et path. 1890, p. 587. — [3]) Onderzoek. physiol. Labor. Utrecht 5, I, 268, 1899 und Arch. f. Laryng. 9 (1890). — [4]) Archives de physiol. norm. et path. 1885. — [5]) Brit. med. Journ. 1886. — [6]) Arch. f. Laryngol. 1899. — [7]) Die Anatomie und Physiologie der Kehlkopfnerven. Berlin 1902. — [8]) Berlin. klin. Wochenschr. 1888. — [9]) Ebenda 1892. — [10]) Ergebnisse der Physiol. 1902, II, 473. — [11]) Compt. rend. Acad. Scienc. 87, 138, 1878.

Es fehlt somit noch eine hinreichend klare Feststellung des Sachverhaltes. Insbesondere ist bei den vorliegenden Mitteilungen mehrfach nicht ersichtlich, ob direkte oder indirekte Reizung vorlag, da nicht curarisiert war. Bestimmt zu behaupten, daß der Posticus oder sein motorischer Nerv aus in ihrer Struktur liegenden Gründen früher abstürben als die Adduktoren, ist zurzeit nicht möglich. Auch in der Deutung der Erregbarkeitsverhältnisse der Abduktoren- und Adduktorennerven ist, wie bemerkt, Vorsicht angezeigt.

Da die schnell und präzise arbeitenden Muskeln auch schnell abzusterben und zu erstarren pflegen, zieht Ewald aus dem behaupteten früheren Absterben des Posticus den Schluß, daß dieser Muskel die feinste Regulierung der Stimmlippenspannung und damit der Tonhöhe bewirke. Gerade für den Posticus ist das allerdings nicht so recht wahrscheinlich. Durch Ewalds Untersuchungen[1]) wissen wir ferner, daß die in feiner Abstufung arbeitenden Muskeln in besonderem Maße vom Labyrinth beherrscht werden. Ewald hat für Tiere, Stern[2]) für den Menschen angegeben, daß bei Labyrinthstörungen (Taubstummheit beim Menschen) die Präzision der Kehlkopfeinstellungen leidet.

Bemerkenswert ist im Hinblick auf die motorische Funktion des Recurrens die Feststellung Katzensteins[3]), daß Reizung dieses Nerven unter gleichen Umständen an Hund und Katze bei ersterem Tiere zur Verengerung, bei letzterem zur Erweiterung der Stimmritze führt, ganz entsprechend den Verhältnissen bei Hirnrindenreizung, die beim Hunde leichter Adduktion, bei der Katze Abduktion bewirkt. Das mag mit der vorwiegend inspiratorischen Phonation bei der Katze, der exspiratorischen beim Hunde zusammenhängen (Katzenstein).

Durchschneidung beider *N. laryngei inferiores* gefährdet das Leben erwachsener Tiere kaum, wohl aber dasjenige junger Tiere. Schon Legallois[4]) sah bei ganz jungen Hunden danach Erstickung eintreten. Dreiwöchige Katzen starben nach wenigen Tagen, drei Monate alte nur infolge von heftigen Bewegungen. Bei Kaninchen ist die Gefahr geringer. Besonders gefährdet scheinen Pferde nach der Operation zu sein; es folgt „Kehlpfeifen“ und Tod (Günther[5]). Die einzelnen Tierarten verhalten sich also merklich verschieden. Von Bedeutung ist jedenfalls die Art der Operation. Reizungserscheinungen in der Wunde und am degenerierenden Nervenstumpf dürften in manchen Fällen die Sachlage kompliziert haben.

Der Tod erfolgt durch Erstickung. Die Stimmritze kann nach beiderseitiger Recurrensdurchschneidung nicht über Leichenstellungsweite verbreitert werden, die wohl für die ruhige Atmung ausreicht[6]), nicht aber für

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **63** (1896). — [2]) Ebenda **60** (1895). — [3]) Arch. f. Laryngol. **10**. — [4]) Expériences sur le principe de la vie, Paris 1812 und Oeuvres (éd. Pariset) **1**, 169 ff. Paris 1824. — [5]) Zeitschr. f. d. ges. Tierheilkde. 1834. Weitere Erfahrungen über die Wirkung der Recurrensdurchschneidung siehe bei: Reid, Edinb. med. and surg. Journ. 1839; Longet, Gaz. méd. Paris 1841; Stilling, Arch. f. d. ges. Med. 1842; Bernard, Arch. gén. de méd. 1844; Mendelssohn, Arch. f. d. physiol. Heilkde. 1845; Traube, Beitr. z. exper. Path. u. Ther. 1846; Fowelin, Diss. Dorpat 1851; Arnsperger, Virchows Arch. 1856; Panum, Schmidts Jahrbücher 1857; Valentin, Die Einflüsse der Vaguslähmung usw. Frankfurt 1857; Budge, Virchows Arch. 1859; Schiff, Lehrb. d. Physiol. 1858/59; Dalton, Treatise on human physiol. 1867; Scheet, Zeitschr. f. Biol. 1873; Schmidt, Laryngoskopie der Tiere, Tübingen 1783; Vierordt, Beitr. z. exper. Laryngoskopie, Tübingen 1876; Steiner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878; Semon u. Horsley, Arch. f. Laryng. **7**; Katzenstein, Virchows Arch. 1892 und viele Neuere. — [6]) Semon sah unter 50 untersuchten Personen bei ruhiger Atmung nur bei 20 Proz. eine inspiratorische Glottiserweiterung, bei 80 Proz. keine oder fast keine. Proc. roy. Soc. **48**, 156 u. 403, 1890.

gesteigertes Atmungsbedürfnis. Bei heftiger Atmung, z. B. bei umhergejagten Tieren, kann namentlich der weiche Kehlkopf junger Tiere kollabieren und durch die Aspiration ventilartig vollkommen geschlossen werden [1]). Besonders leicht wird dies geschehen, wenn das Tier zu schreien sucht, oder der noch funktionsfähige *M. cricothyreoideus*, dessen Antagonisten ausgeschaltet sind, die Stimmlippen strafft und diese so verhindert, durch passives Auseinanderweichen dem Luftstrom nachzugeben. Daß bei der Tendenz zu inspiratorischer Erweiterung der Cricothyreoideus sich kontrahiert, ist unter normalen Verhältnissen selbstverständlich, und es wird das auch nicht ausbleiben, wenn der Cricothyreoideus noch der einzige funktionsfähige Muskel ist.

Die Aphonie nach beiderseitiger Recurrensdurchschneidung ist ohne weiteres verständlich, da ja der Cricothyreoideus keinen vollständigen Glottisschluß bewirken kann.

Die Frage, ob der Recurrens auch zentripetale Fasern führt, ist verschieden beantwortet worden und für den Menschen noch nicht sicher entschieden. Von neueren Autoren haben Semon [2]) und Horsley [2]), Burger [3]), Luc [4]), Grossmann [5]), Onodi [6]) und M. Schmidt [7]) den Recurrens für rein motorisch erklärt, während Valentin [8]), Longet [9]), Rosenthal [10]), Burckhardt [11]), Krause [12]), Masini [13]), Lüscher [14]), Trifiletti [15]), Kokin [16]), Schrötter [17]), Réthi [18]) und Katzenstein [19]) für gemischte Natur eintreten. Réthi zeigte insbesondere, daß beim Hunde die sensible Funktion des Recurrens zwar sicher vorhanden, aber eine „erborgte" ist, insofern sie sofort erlischt, wenn der *Ramus communicans* der gleichen Seite durchschnitten ist. Katzensteins Versuche [20]) bestätigen dies zwar, zeigen aber andererseits, daß bei der Katze und dem Kaninchen der Recurrens in seinem ganzen Verlaufe neben den motorischen auch sensible Fasern führt. Reizung des intakten Recurrens bei der Katze führt zur Abduktion beider Stimmbänder. Reizung des zentralen Stumpfes des durchschnittenen Recurrens bewirkt Abduktion der entgegengesetzten Stimmlippe, wobei es gleichgültig ist, ob der Nerv hoch oder tief durchschnitten und gereizt wird. P. Schultz [21]) und Dorendorf [21]) kamen zum gleichen Resultat, als sie bei verschiedenen Tieren die Wirkung zentripetaler Recurrensreizung auf den Blutdruck prüften. Wie der Hund verhält sich auch die Ziege. Beim Affen sind zentripetale Fasern im ganzen Recurrens enthalten.

Zur Entscheidung, ob der Recurrens auch beim Menschen gemischt ist, mangelt die Grundlage. Ebenfalls fehlt es an tatsächlichen Erfahrungen darüber, welcher Art die zentripetalen Fasern im Recurrens bei den untersuchten Tieren

---

[1]) Vgl. dies. Handb. **1**, 26 f. — [2]) Deutsche med. Woch. 1890, Nr. 31. — [3]) Berl. klin. Wochenschr. 1892, Nr. 30. — [4]) Les névropathies laryngées, Paris 1892, S. 33. — [5]) Zeitschr. f. klin. Medizin **32**, 3/4. — [6]) Berlin. klin. Wochenschr. 1893, Nr. 27 ff. — [7]) Die Krankheiten d. ob. Luftwege, 2. Aufl. 1897, S. 79. — [8]) Lehrb. d. Physiol. I, 2, 1847. — [9]) Traité de physiol. **3**, 534, 1869. — [10]) Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *N. vagus*, Berlin 1862, und Hermanns Handbuch d. Physiol. IV, 2, 283 (unter Berufung auf Burkart). — [11]) Arch. f. d. ges. Physiol. **1** (1868). — [12]) 62. Versammlung deutscher Naturforscher, Heidelberg 1869. — [13]) Sulla fisiopath. del ricorrente, Genova 1893. — [14]) Zeitschr. f. Biol. **35**, N. F. **17**, 2. — [15]) XI. Intern. med. Kongr. Rom 1894. — [16]) Arch. f. d. ges. Physiol. 1896, S. 622. — [17]) Vorlesungen über die Krankheiten des Kehlkopfes. — [18]) Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien **107** (1898). — [19]) Arch. f. Laryng. **10**, 2. — [20]) Ebenda **10**. — [21]) Ebenda **15** (1904).

sind, ob im engeren Sinne Empfindungsnerven, die von der Schleimhaut ausgehen, oder zentripetale Muskel- oder Gelenknerven. Ausfall an sensiblen Funktionen nach der Durchschneidung ist nicht festgestellt. Bekannt ist nur die Beteiligung des *Laryngeus inferior* an der Auslösung des Schluckaktes. Hauptsächlich geschieht diese freilich vom Superior aus, doch ist bei einigen Tieren der Inferior sicher beteiligt[1]).

Zum Schluckakt haben die Laryngei überhaupt mannigfache Beziehungen. Die motorischen Fasern für beträchtliche Teile der Pharynx- und Ösophagusmuskulatur entstammen dem *Lar. inf. recurrens.* Da beim Schlucken ein sehr fester Kehlkopfverschluß erfolgt, werden dabei alle sphinkterartig wirkenden Muskeln, wahrscheinlich überhaupt alle Muskeln des Kehlkopfes, innerviert. An der tödlichen Wirkung der beiderseitigen Vagotomie sind die Laryngei stark beteiligt. Der Ausfall der Recurrenswirkung bewirkt ein Anstauen der Speisemassen im Schlunde, die dann in den Kehlkopf gelangen können. Der Ausfall der Sensibilität in diesem und die Lähmung der Kehlkopfsphinkteren beraubt den Atmungskanal seiner Schutzmittel gegen das Eindringen verderblicher Substanzen. Die Schluckpneumonie beruht also zum großen Teil auf der Lähmung der Laryngei.

Die zentripetale Reizung des *Laryngeus sup.* oder der von ihm innervierten Schleimhaut bewirkt augenblicklichen Schluß der Glottis und Stillstand der Atmung in der augenblicklichen Phase.

Die von Exner und seinen Schülern studierten eigenartigen Lähmungserscheinungen, die nach Durchschneidung des sensiblen *Laryngeus superior* eintreten, finden im nächsten Abschnitte Berücksichtigung.

3. Die späteren Wirkungen der Lähmung der Kehlkopfnerven. Das Problem der Posticuslähmung und der Medianstellung der Stimmbänder.

Beobachtungen, die namentlich in Wien unter Exners Leitung über die Degeneration der Kehlkopfmuskeln nach Nervendurchschneidung angestellt wurden, haben zu ausgedehnten Kontroversen Anlaß gegeben, und gaben andererseits der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie fruchtbare Anregungen. Mandelstamm[2]) fand, daß nach Durchschneidung des *Lar. sup.* der *M. cricothyreoideus* bei einigen Tieren nicht entarte. Exner[3]) erklärte dies mit der von ihm entdeckten Tatsache, daß beim Kaninchen und Hund noch ein besonderes, als *Laryngeus medius* bezeichnetes Nervenstämmchen zum gleichen Muskel tritt. Andererseits fand Exner[3]), daß nach Durchschneidung des *Lar. sup.* die vom *Lar. inf.* innervierten Muskeln degenerierten. Dasselbe fand Möller[4]) am Kehlkopf von Pferden (bei denen übrigens der *Lar. sup.* rein zentripetal ist).

Seine anfängliche Vermutung, der *Laryngeus sup.* sei motorisch für den ganzen Kehlkopf, ließ Exner[5]) später fallen, als er sich bestimmt überzeugt

[1]) Vgl. dieses Handb. 2, 527 u. Kahn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, Suppl. S. 386. Die ersten Beobachtungen stammen von Rosenthal (Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *N. vagus*, S. 70, 229; Bidder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865, S. 429; Blumenberg, Diss. Dorpat 1865. Ferner über Beteiligung des Recurrens: Waller u. Prevost, Compt. rend. 2, 480, 1869 und Arch. physiol. norm. et path. 3, 185, 1870; Steiner, Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. S. 2 (1879). — [2]) Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. Wien (3) 85, 83, 1882. — [3]) Ebenda 89, 63, 1884. — [4]) Das Kehlpfeifen der Pferde, Stuttgart (Enke) 1888. — [5]) Zentralbl. f. Physiol. 2, 629, 1888.

hatte, daß seine peripherische Reizung keine Muskelzusammenziehungen zur Folge hatte (abgesehen vom Ast zum *M. cricothyreoideus*); Exner nahm nun mit Möller eine trophische Funktion irgendwelcher Art bei den Muskelästen des Superior an. Diese Auffassung spezialisierte Exner [1]) weiterhin dann in der Weise, daß er den Ausfall zentripetaler Leitung in diesen Ästen als Ursache für die Degeneration erkannte.

Die Durchschneidung des Superior kann nicht nur zur Degeneration der Stimmlippenmuskeln, sondern auch zu deren sofortiger fast vollständiger Lähmung führen (Exner). Allerdings scheinen beide Befunde nicht konstant zu sein. H. Munk [2]) und seine Schüler Breisacher [3]), Breisacher [4]) und Gützlaff [4]) haben weder Degeneration noch Lähmung intra vitam gesehen. Möglicherweise sind hier, wo es sich stets nur um einseitige Nervendurchschneidung handelt, die von Mandelstamm [5]), Onodi [5]) und anderen sichergestellten Überschreitungen der Medianlinie durch die Nerven von Bedeutung; auch scheinen Fasern, die für gewöhnlich im Superior verlaufen, gelegentlich im Inferior liegen zu können und umgekehrt.

Die Tatsache sowohl der einseitigen Stimmbandlähmung, wie der Muskelentartung nach einseitiger Durchschneidung des *N. laryngeus superior* kann jedenfalls nicht bezweifelt werden.

Die Lähmung beim Ausfall eines zentripetalen Nerven steht, wie Exner [6]) zeigte, nicht vereinzelt da, sondern ist schon früher, besonders von Magendie und Bell, wiederholt beobachtet worden. Exner prägte zur Kennzeichnung dieser Abhängigkeit der Bewegungsfähigkeit von der Sensibilität das Wort Sensomobilität. Bei dem plötzlichen Eintritt der Lähmung ist möglicherweise auch an hemmende Einflüsse des frisch durchschnittenen Nerven zu denken. Das vollkommenste Analogon findet die paradoxe Kehlkopflähmung in der motorischen Lähmung der Oberlippe beim Pferde nach Durchschneidung des sensiblen Nerven dieses Gebietes.

Die Entartung nach Superior-Durchschneidung ist als Inaktivitätsatrophie anzusehen. Exner ließ durch Pineles [7]) die gelähmt gewesenen Pferdekehlköpfe untersuchen. Die Muskelentartung war etwas verschieden von der bei Inferiordurchschneidung auftretenden, die das typische Bild der Entartung nach Durchschneidung eines gemischten Nerven ergibt. Jene war übrigens schon makroskopisch erkennbar.

Daß sowohl Lähmung wie Degeneration ausbleiben kann, hat auch Exner [8]) konstatiert.

Die Medianstellung der Stimmlippe nach Posticuslähmung.

Nach experimenteller Durchschneidung des *N. laryngeus inf. recurrens*, sowie nach dessen pathologischer Zerstörung beim Menschen treten eigentümliche Erscheinungen am Stimmbande der gleichen Seite auf, deren Diskussion sich bis in die neueste Zeit hineinzieht.

---

[1]) Zentralbl. f. Physiol. **3**, 115, 1889. — [2]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1891, S. 175 u. 542. — [3]) Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1899. — [4]) Zentralbl. f. Physiol. **5**, 273, 1892. — [5]) l. c.; vgl. auch Weinzweig, Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. Wien (3) **86** (1882). — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 592, 1891; hier auch die ältere Literatur. Ähnliche Beobachtungen aus neuerer Zeit bei Mott u. Sherrington, Proc. Roy. Soc. 1895. — [7]) Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 17, 1896. — [8]) Zentralbl. f. Physiol. **5**, 589, 1892.

Rosenbach[1]) stellte 1880 fest, daß bei Kompression des Recurrensstammes zuerst die Funktion der Erweiterer leidet und die Verengerer erst in einem späteren Stadium in Mitleidenschaft gezogen werden. Auf Grund einer größeren Zahl von Fällen konnte Semon[2]) 1881 diesem Satze allgemeinere Geltung verschaffen und ihn dahin ergänzen, daß bei organischer Erkrankung der Kehlkopfnerven zuerst die Erweiterer, bei funktioneller fast immer nur die Verengerer befallen werden (sogenanntes Semonsches Gesetz). Der *N. recurrens* wird nicht selten durch intrathoracale Tumoren, zuweilen auch durch Aortenaneurysmen[3]) mechanisch geschädigt. Die erste hierdurch bedingte Erscheinung ist Beschränkung der Auswärtsbewegung der Stimmbänder, der Ausdruck einer isolierten Posticus-Parese oder Paralyse. Das Stimmband steht in der Ruhe in schräger Stellung, am hinteren Ende etwa 2 mm von der Mittellinie entfernt. Die Adduktion bei Phonationstendenz geschieht normal. Späterhin kommt dann die Erscheinung sekundärer Adduktion und dadurch bewirkte Medianstellung des Stimmbandes hinzu. Im Höhepunkte dieser Starre wird das Stimmband weder bei Inspiration abduziert, noch bei Phonation adduziert.

Im dritten Stadium endlich, in dem die Funktion des Recurrens völlig erlischt, sind sowohl die Adduktoren wie die Abduktoren gelähmt, und das Stimmband steht in einer schrägen Mittelstellung, etwa 2 bis 3 mm von der Mittellinie entfernt; man nennt diese Stellung mit v. Ziemssen die „Kadaverstellung“, obgleich, wie oben erwähnt (S. 699), bei der Leiche auch andere Stellungen (Adduktion) vorkommen (Neumayer[4]), Fein[5]).

Während über die Tatsachen, in erster Linie also über die allmähliche Veränderung des Lähmungszustandes, hinreichende Einigkeit der Autoren herrscht, ist das hinsichtlich der theoretischen Deutung und der Auffassung der Symptome nicht der Fall. Wohl die meiste Zustimmung findet, namentlich unter den Laryngologen. die Auffassung von Semon, nach der im ersten Stadium der Recurrenslähmung tatsächlich nur der Posticus gelähmt wird, im zweiten Stadium dann sekundäre Kontraktur der Adduktoren hinzukommt, die schließlich im dritten Stadium der Lähmung aller vom Recurrens versorgten Muskeln, also auch der Adduktoren, Platz macht.

Zu bemerken ist zunächst, daß auch bei Tieren nach Durchschneidung eines Recurrens zunächst noch Schrägstellung des Stimmbandes besteht, die erst nach einiger Zeit durch Adduktion in Medianstellung übergehen kann[6]). Zu erklären bleibt, 1. warum bei pathologischer Recurrenslähmung der Posticus zuerst leidet, und 2. wodurch die spätere Medianstellung in solchen Fällen und auch im Tierexperiment bedingt ist.

In ersterer Hinsicht hat man eine größere Hinfälligkeit des *M. cricoarytaenoideus posticus* oder seines Nerven behauptet[7]) und auf dessen frühes Absterben nach dem Tode oder nach Recurrensdurchschneidung hingewiesen. Wie oben erwähnt (s. S. 708), ist aber erstens diese Angabe nicht unbestritten,

---

[1]) Breslauer ärztl. Wochenschr. 1880, Nr. 2 u. 3. — [2]) Archives of Laryngol. 2 (1881). — [3]) Traube, Göschens deutsche Klinik 1860, Nr. 11 u. 1861, Nr. 27. — [4]) Arch. f. Laryngol. 4 (1897). — [5]) Ebenda 11 (1901). — [6]) Schech, l. c. H. Krause, Arch. f. Pathol. 98; 102. Verhandl. Physik. Gesellsch. Berlin 1883/84. Wagner, Arch. f. Pathol. 120. X. Internat. med. Kongreß 4, 191. — [7]) Semon u. Horsley, Brit. Med. Journ. 1886.

und ist es zweitens keineswegs sicher, ob dieses frühere Absterben, wenn es tatsächlich eintritt, durch eine spezifische Eigenart jenes Muskels (oder seines Nerven) bedingt ist. Ich möchte hierfür nicht mehr als eine gewisse Wahrscheinlichkeit gelten lassen, während die besondere Empfindlichkeit der Posticusnerven bei Erkrankungen nach dem Urteil der Kliniker sichergestellt zu sein scheint.

Grabower[1]) glaubte die größere Vulnerabilität des Posticus durch eine besondere Eigenart seiner motorischen Nervenendigungen begründen zu können, hat diese Ansicht indessen, wie du Bois-Reymond[2]) und Katzenstein[2]) mitteilen, wieder verlassen. Ewalds Vermutung, daß der Posticus für besonders präzise und fein abgestufte Wirkung zum Zwecke des musikalisch reinen Singens eingerichtet sei und darum auch besonders schnell absterbe, wurde schon oben erwähnt. Wie gerade der hauptsächlichste Abduktor für diese Funktion in Betracht kommen sollte, ist nicht recht klar.

Bemerkt möge noch werden, daß Grossmann[3]) meinte, eine reine Posticuslähmung in dem Sinne, wie sie nach dem Rosenbach-Semonschen Gesetz als erstes Stadium der Recurrenslähmung auftreten solle, habe noch niemand gesehen. Andere Autoren berichten aber über solche reinen Fälle in großer Zahl.

Die Hauptdiskussion knüpft sich an das zweite Stadium, in dem nach Semon und der Mehrzahl der Laryngologen[4]) die ihres Hauptantagonisten beraubten Adduktoren in sekundäre Kontraktur, also eine spastische Tonuserhöhung geraten sein sollten, während Grossmann (l. c.), eine Hypothese Wagners aufnehmend, in diesem Stadium schon den Ausdruck der totalen Recurrenslähmung sieht und das dritte Stadium — Kadaverstellung — auf hinzutretende Lähmung des *M. cricothyreoideus* bezieht. Wagner und Grossmann lassen also die Medianstellung des Stimmbandes der gelähmten Seite durch die Wirkung des Cricothyreoideus bedingt sein. Dafür schien zu sprechen, daß Durchschneidung des *N. laryngeus sup.* die experimentell erzeugte Medianstellung sofort verschwinden und in Kadaverstellung übergehen läßt. Die Möglichkeit, durch Cricothyreoideusreizung die Stimmbänder etwas zu adduzieren, geben selbst Gegner der Wagner-Grossmannschen Auffassung zu, wie Onodi, Kuttner und Katzenstein; in Krauses Beobachtung einer Adduktion als Erfolg zentripetaler Reizung des Recurrens könnte man auch den beim langsamen Absterben des Recurrens wirksamen Reiz finden, der die Medianstellung herbeiführte.

Sehr gewichtige Tatsachen sprechen aber gegen Grossmanns Anschauung. Vor allem geht die experimentell erzeugte Medianstellung zurück, auch wenn nicht der Superior durchschnitten, sondern nur die Kehlkopfschleimhaut cocainisiert wird (v. Mering[5]) und Zuntz[5]). Es ist also gar nicht die Entnervung des Cricothyreoideus, die die Kadaverstellung herbeiführt, sondern die Lähmung der sensiblen Endigungen in der Schleimhaut.

---

[1]) Arch. f. Laryngologie **7**, 143. — [2]) Ebenda **14**, 13. — [3]) Ebenda **6**, 339. — [4]) Bezüglich der Literatur im einzelnen und der von den verschiedenen Autoren geäußerten Ansichten vgl. das zitierte Werk von Onodi, die Arbeiten von Kuttner und Katzenstein, du Bois-Reymond und Katzenstein u. a. Hier können nur die wichtigsten Punkte erwähnt werden. — [5]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, S. 163.

Krauses[1]) Beobachtung der Adduktion bei zentripetaler (elektrischer) Recurrensreizung ist von Burger[2]) bestritten worden, allerdings, wie Burkart[3]) vermutet, nur wegen zu tiefer Narkose der Versuchstiere Burgers. Die nachhaltigste, bis zu fünf Tagen dauernde Medianstellung erzielte Krause[4]), wenn er am Recurrens einen chronischen Reiz setzte, indem er ihn auf ein Stück Kork aufband. Gegen die Auslösung der Adduktion durch zentripetalen Recurrensreiz ist geltend gemacht worden, daß sie auch erfolgt, wenn man den Nerven durch langsame Abkühlung ausschaltet (Fränkel[5]) und Gad[5]). Ob es berechtigt ist, hierbei von einer völlig reizlosen Ausschaltung zu sprechen, wie es geschehen ist, scheint mir immerhin zweifelhaft. Die Autoren berichten, daß bei zu starker oder zu langer Abkühlung Kadaverstellung eintrat, und glauben bei mäßiger Abkühlung nur die Posticusfasern auszuschalten, nicht aber einen Krampf der Adduktoren zu erzeugen. Wenn letzteres unbedingt zuzugeben ist, so liegt doch die Möglichkeit einer anhaltenden leisen Reizung und dadurch bedingter Tonuserhöhung vor, die aus unbekannten Gründen ebenso wie bei dem Krauseschen Versuch vorzugsweise die Adduktoren betrifft.

Von hohem Interesse ist der von Grossmann[6]) angestellte Vergleich der Ausschaltung des Posticus durch Recurrensdurchschneidung mit der ein- oder beiderseitigen Exstirpation des Muskels selbst. Im letzteren Falle ist noch Abduktion bei Inspiration zu bemerken, wie auch du Bois-Reymond und Katzenstein (l. c.) bestätigen (durch Wirkung des *Cricoarytaenoideus lateralis* und des *Arytaenoideus transversus*). Medianstellung tritt nicht ein[7]); bei beiderseitiger Muskelabtragung ist Dyspnoe vorhanden, doch nicht so stark wie bei Recurrensdurchschneidung.

In den bisher erwähnten Versuchen war es nicht gelungen, im Tierversuch eine lange anhaltende Medianstellung des Stimmbandes zu erzielen; die einfache Recurrensdurchschneidung ergab, wenn überhaupt, dann nur bald vorübergehende Adduktionsstellung. Neuerdings haben nun du Bois-Reymond[8]) und Katzenstein[8]) in der Durchschneidung des Vagus unterhalb des Recurrensabganges ein Mittel gefunden, um nach vorheriger Abtragung des *M. cricoarytaenoideus posticus* anhaltende, fast völlige Medianstellung zu erzielen. Schon früher[9]) hatten sie die Durchschneidung der Lungenäste von deutlicher Einschränkung der respiratorischen Glottisveränderungen gefolgt gesehen. Wird nun diese Operation an die Ausschaltung des Posticus angeschlossen, so folgt auf das Semonsche erste Stadium der Recurrenslähmung das zweite, wie es bisher experimentell nicht zu erreichen war. Nach der Ansicht der genannten Autoren, denen ich zustimme, ist in ihrem Operationserfolg derjenige Fall gegeben, der der Recurrenslähmung durch Geschwülste entspricht: Die Fasern zum Posticus haben — das muß angenommen werden — zuerst gelitten, Lähmung des Posticus ist eingetreten, die Schädigung der Lungenfasern schädigt den inspiratorischen Erweiterertonus, und die adduktorische Komponente des Cricothyreoideus und des Thyreoarytaenoideus mit

---

[1]) Berlin. klin. Wochenschr. 1892. — [2]) Ebenda. — [3]) Ebenda. — [4]) Arch. f. Pathol. **98** u. **102**. — [5]) Zentralbl. f. Physiol. **3** (1889). — [6]) Ebenda **3** (1897). — [7]) Grabower, Arch. f. Laryngol. **7**, behauptet, auch nach Posticusabtragung trete Medianstellung ein. — [8]) Arch. f. Laryngol. **14**. — [9]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901, S. 513.

ihrem ungeschädigten Tonus kommt (ohne daß eine sekundäre Kontraktur anzunehmen wäre!) voll zur Geltung. Wo also, wie in den Semonschen Fällen, von Kehlkopfmuskeln nur der Posticus allein gelähmt war und doch Medianstellung bestand, ist es nach diesem Befunde von du Bois-Reymond und Katzenstein wahrscheinlich, daß eine Schädigung der zentripetalen Lungenfasern zugleich vorlag. Nicht ausgeschlossen ist natürlich, daß beim Menschen die Verhältnisse etwas anders liegen als beim Hund, und daß deshalb auch andere zentripetale Fasern, wenn sie gleichzeitig mit den Posticusfasern (oder nach diesen) geschädigt wurden, das Stimmband in Medianstellung bringen.

Es ist, wie man sieht, noch vieles von den Tatsachen und ihrer Deutung kontrovers. Sichergestellt scheinen mir auf diesem vielumstrittenen Gebiete folgende Punkte:

Ausschaltung eines *M. cricoarytaenoideus posticus* allein bewirkt nicht Medianstellung der Stimmlippe.

Durchschneidung des *N. recurrens* bewirkt höchstens einige Tage anhaltende Medianstellung, und zwar um so sicherer und länger, je mehr das zentrale Stück des Nerven chronischen Reizungen ausgesetzt ist.

Eine lange dauernde Medianstellung und ein Analogon des zweiten Stadiums der Recurrenslähmung läßt sich beim Hunde experimentell erzielen durch Ausschaltung des Posticus und Durchschneidung des Vagus unterhalb des Recurrensabganges. Sie ist nicht auf einen Reizungszustand, sondern mindestens teilweise auf kombinierte Ausfallserscheinungen zurückzuführen. Dementsprechend scheint es mir nicht mehr sachgemäß, wenn man die Medianstellung als durch Kontraktur der Adduktoren erzeugt bezeichnet, insofern man unter Kontraktur eine durch abnorm starken Tonus erhaltene Dauerkontraktion versteht.

4. Die Zentralorgane der Kehlkopfinnervation.

Man hat viel darüber gestritten, ob die Kehlkopffasern im *Vagus* aus den eigentlichen Vaguskernen stammen, oder aus dem *Accessorius* kommen.

Während früher auf Grund der Versuche von Schech[1]) die Meinung vorherrschte, daß der Accessorius die Quelle der Kehlkopffasern sei, nimmt man jetzt fast allgemein an, daß die Fasern aus dem motorischen Vaguskern stammen. Besonders Grabower[2]) konnte dies in sorgfältigen Untersuchungen feststellen; derselbe zeigte auch, daß die Kerne der beiden Nerven keineswegs ineinander übergehen. Einzelne reine pathologische Fälle kamen zur Hilfe, z. B. einseitige Recurrenslähmung bei Tabes, mit degenerierten Vaguswurzeln, aber intakten Accessoriuswurzeln. Wenn Stimmlippenzuckung mit Zuckungen der vom Accessorius innervierten Nackenmuskeln zusammenfällt, liegt die Ursache in Reizzuständen am *Foramen jugulare*. Grossmann[3]), Onodi (l. c.), Réthi[4]) und andere treten gleichfalls für die Vagusnatur der Kehlkopfnerven ein.

Der Sympathicus sollte nach Onodi (l. c.) und Broeckaert[5]) motorische Wirkung für die Kehlkopfmuskeln haben. P. Schultz[6]) bestreitet das aber

---

[1]) Zeitschr. f. Biol. 9 (1873). — [2]) Zentralbl. f. Physiol. 3 (1889); Arch. f. Laryngol. 2. — [3]) Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. Wien 98 (1889/90). — [4]) Ebenda 1893. — [5]) Arch. f. Laryngol. 16. — [6]) Ebenda.

aufs bestimmteste. Onodi könnte durch Stromschleifen getäuscht worden sein. Jedenfalls müßte die Behauptung, daß quergestreifte Muskeln vom Sympathicus innerviert seien, mit sehr gewichtigen Beweisen gestützt werden. Solche fehlen bis jetzt.

Ein Rindenzentrum für die Kehlkopfbewegungen hat H. Krause[1]) gefunden, es liegt im *Gyrus praefrontalis (praecrucialis)* des Hundes. Einseitige Reizung dieses Gebietes bewirkt doppelseitige Stimmbandadduktion. Nach einseitiger Exstirpation dieses Zentrums verfolgte Krause die degenerierten Faserzüge und fand sie durch das *Corpus mamillare* verlaufend. Dieses Krausesche Zentrum ist seitdem vielfach bestätigt worden (Semon[2]) und Horsley[2]), Mott[3]), Onodi (l. c.), Klemperer[4]), Katzenstein[5]), Russel[6]), Broeckaert[7]). Nicht bestätigt hat sich die Angabe, daß nach Exstirpation jenes Rindenteiles die Hunde stumm würden. Selbst beim großhirnlosen Hunde ist noch Phonation möglich (Goltz). Höchstens auf einige Wochen fehlt die Stimme, zuweilen bleibt die Operation fast ganz ohne Wirkung auf die Phonation (Klemperer, Katzenstein, Onodi). Katzenstein (l. c.) fand noch ein zweites Zentrum in der zweiten Windung, außerdem ein Rindenfeld für die Zunge, Gaumen und Lippen (s. Fig. 119).

Fig. 119.

Die Kehlkopfzentren im Hundegehirn (nach Katzenstein).
a Ansicht von oben. b Ansicht von der Seite. *1* Krausesches Kehlkopfbewegungszentrum. *2*+ neues Rindenfeld für die gleichseitige Hälfte der Zunge, den Lippenwinkel, den weichen Gaumen. *3* neues Kehlkopfbewegungszentrum in der zweiten Windung.

Abduktion, also Glottiserweiterung, ist beim Hunde von der Hirnrinde aus nicht ohne weiteres zu erhalten, vielmehr erst, wenn die peripheren Verengerernerven durchschnitten sind. Dann bekommt man, wie schon ohne diese Maßregel bei der Katze (Semon und Horsley), auch beim Hunde abduktorische Wirkungen (R. Russel).

Sehr auffallend ist die von Klemperer[8]) festgestellte Tatsache, daß Abszesse, in der Gegend des Krauseschen Zentrums künstlich erzeugt, keinerlei merkbaren Einfluß auf Stellung und Bewegung der Kehlkopfmuskeln haben.

Ob es ein phonatorisches Zentrum gibt, das die gesamte Stimmbildung beherrscht und jedenfalls subcortical liegen müßte, ist nicht einwandfrei festgestellt. Die Atmungsbewegungen des Kehlkopfes haben ihr Zentrum im Kopfmark. Grossmann hat dessen Lage genauer festgestellt (beim Kaninchen und Hund), indem er Querschnitte durch das Kopfmark machte, welche bis zum breitesten Teil der Rautengrube abwärts gehen konnten, ohne daß die respiratorischen Bewegungen erloschen. Onodi[9]) glaubt ein spezielles, vom Atmungszentrum

---

[1]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1884. — [2]) Deutsche med. Wochenschr. 1890. — [3]) Brit. med. Journ. 1890. — [4]) Arch. f. Laryngol. 2. — [5]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1905, S. 398. — [6]) Proc. Roy. Soc. 58 (1895) u. Brit. med. Journ. 1895. — [7]) Flandr. méd. 2 (1895). — [8]) Arch. f. Laryngol. 2 (1897). — [9]) Neurol. Zentralbl. 1894 und Berlin. klin. Wochenschr. 1894.

getrenntes Phonationszentrum in der hinteren Vierhügelregion feststellen zu können. Bei Durchschneidung des Hirnstammes oberhalb dieser Stelle findet er Phonation noch möglich, nicht aber bei Durchschneidung unterhalb. Klemperer[1]) sprach sich gegen, Bechterew[2]) für die Existenz des Onodischen Zentrums aus. Iwanow[3]) sah bei Reizung der hinteren Vierhügelgegend denselben Erfolg wie bei Reizung des Krauseschen Rindenzentrums. Die Auslösbarkeit von Stimmäußerung durch Reizung an diesen oder tieferen Stellen des Hirnstammes steht also außer Zweifel, beweist aber meines Erachtens nicht die Existenz eines besonderen Phonationszentrums an jener Stelle. Ich finde keinen Beweis dafür, daß die bei der Atmung, beim Husten und dergleichen den Kehlkopf beherrschenden Zentralstellen nicht auch zur Innervation bei der Stimmbildung ausreichen sollten, zum mindesten bei Tieren mit ihren oft recht wenig modulationsfähigen Stimmen. Notwendig erscheint aber nach Analogie anderer Organfunktionen eine corticale Vertretung des Kehlkopfes (namentlich bei höheren Säugetieren), wie wir sie in Krauses Zentrum kennen. Daß dessen Abtragung die Phonation nicht hindert, ist nicht merkwürdig, sondern steht mit der sonstigen Funktion der Rindenzentren in gutem Einklang. Wir werden weder die Auslösung, noch die Koordination der Phonationsbewegungen in der Rinde suchen, sondern nur die Verknüpfung mit den übrigen Rindenfunktionen sensorischer und assoziativer Art. Ob für die immerhin recht komplizierte Leistung der Koordination der Stimmbildungswerkzeuge das Zentrum der Atmungsbewegungen genügt, wie es auch die niederen Säuger besitzen, oder ob speziell beim Menschen ein besonderes koordinatorisches Zentrum im Sinne Onodis hinzukommt, wird erst noch zu ermitteln sein (vgl. hierzu auch dieses Handbuch 1, 29 ff. und 4, 349 f.). Für erwiesen halte ich seine Existenz nicht.

5. Die Kehlkopfreflexe.

Die hauptsächlichsten Reflexbewegungen am Kehlkopf sind folgende:

1. Der Stimmritzenschluß bei Reizung des Kehlkopfinnern oberhalb der Stimmbänder, wodurch das Eindringen fester, flüssiger oder gasförmiger irritierender Substanzen verhindert wird.

2. Der Hustenreflex, der eintritt, wenn Reize der vorerwähnten Art anhaltend oder besonders intensiv einwirken, sowie wenn irritierende Stoffe die Glottis schon passiert haben.

3. Der Kehlkopf-Kehldeckelverschluß, kombiniert mit Glottisschluß bei Beginn des Schluckaktes.

Die Erregbarkeit der zentripetalen Kehlkopfnerven und ihrer Zentren ist eine hohe und zugleich sehr ausdauernde. Die Kehlkopfreflexe überdauern den Cornealreflex in der Narkose (Semon und Horsley[4]). Die hintere Wand des Kehlkopfes und der Luftröhre ist empfindlicher als die vordere (Stoerk[5]), Semon und Horsley[4]), Semon[6]).

Die Reflexe unter 1 und 2 werden hauptsächlich vom Kehlkopf selbst

---

[1]) l. c. — [2]) Neurol. Zentralbl. 1895. — [3]) Ebenda 1899. — [4]) British med. Journ. 1886. — [5]) Wiener med. Wochenschr., Nr. 25, 1876. — [6]) Monatsschr. f. Ohrenheilk., Nr. 6, 1879.

aus zur Auslösung gebracht, der Reflex unter 3 dagegen von Stellen höher oben, im Schlunde und Rachen. Die unter

4. zu nennenden Atmungsreflexe endlich werden von weiter entfernten Stellen ausgelöst, von denselben Stellen, wie die übrigen Atmungsbewegungen, mit denen die respiratorischen Kehlkopfbewegungen in Koordination stehen. Auf diese braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Erinnert sei daran, daß nach Erfahrungen von Semon nur der kleinere Teil der untersuchten Personen bei ruhiger Atmung respiratorische Stimmbandbewegung zeigt (s. o. S. 709).

5. Sogenannte „perverse" Stimmbandbewegungen, inspiratorische Adduktion, exspiratorische Abduktion fanden Grossmann[1]) beim Kaninchen, Kreidl[2]) beim Kaninchen und Affen, wenn sie künstliche Atmung durch Lufteinblasung machten. Vagusdurchschneidung hob diesen Reflex auf.

6. du Bois-Reymond[3]) und Katzenstein[3]) bestätigten das Vorkommen dieses Reflexes, fanden es auch beim Hunde und entdeckten ferner einen Reflex von der Thoraxwand auf die Stimmbänder. Künstliche Atmung durch Thoraxkompression löst inspiratorisch Erweiterung, exspiratorisch Verengerung der Glottis aus, unabhängig von der Integrität des Vagus und auch bei kollabierten Lungen. Durchschneidung des unteren Halsmarks aber hebt den Reflex auf. Maßgebend ist die Stellung, nicht die Bewegungsrichtung des Thorax.

Nur flüchtig erinnert sei daran, daß Reizzustände in ganz fernen Organen, wie besonders den Genitalien, zumal beim Weib, auf den Kehlkopf reflektiert werden in Gestalt von sog. Reflexempfindungen. Wahrscheinlich funktionieren hierbei vasomotorische Nerven im Sympathicusgebiet als Vermittler der Reizfortpflanzung.

6. Die bilaterale Symmetrie der Kehlkopfinnervation.

Unter normalen Bedingungen erfolgen alle Stimmbandbewegungen durchaus symmetrisch, und es könnte scheinen, als ob dies durch eine organisch begründete Einheitlichkeit der Innervation von einem unpaarigen Zentrum aus bedingt und die bilaterale Symmetrie daher als eine unlösbare anzusehen wäre. Semon (Handbuch d. Laryngol. **1**, 621) hat sich in der Tat in diesem Sinne ausgesprochen, und die von Treupel[4]) behauptete Möglichkeit einseitiger Stimmbandinnervation bestimmt abgelehnt, mit dem Hinweis darauf, daß auch die Rippen- und Zwerchfellatmung bilateral sei und nicht willkürlich auf eine Seite beschränkt werden könne. Letzteres ist nicht richtig; willkürlich die Atembewegungen auf einer Seite stärker, auf der anderen schwächer zu machen, gelingt manchen Menschen, besonders wenn ein einseitiger Schmerz bei der Atmung auftritt. Katzenstein[5]) berichtet von sich, daß er vorwiegend einseitige Atmung ausführen könne. Derselbe Autor erwähnt einen Muskelkünstler, der auf seine Veranlassung einseitige Stimmbandbewegung erlernte.

Auch durch Rindenreizung können einseitige Bewegungen ausgelöst werden, wie Masini[6]) zuerst im Gegensatz zu allen anderen Untersuchern

[1]) Sitzungsber. K. Akad. Wien **98**, Abt. III, 1888. — [2]) Ebenda 1897. — [3]) Arch. f. Laryngol. **14**, 1. Heft. — [4]) Die Bewegungsstörungen im Kehlkopf bei Hysterischen. Jena 1895 und: Berlin. klin. Wochenschr. 1895. — [5]) Verhandl. physiol. Gesellsch. Berlin, 20. März 1905. — [6]) Physiol. Observ. on human voice, Proc. Roy. Soc. London **7**, 399, 1855 und Observations physiologiques sur la voix humaine 1855, 2. Aufl. 1861.

behauptet hatte (Adduktion auf der Gegenseite). Katzenstein (l. c.) hat dies neuerdings für die Krausesche Rindenstelle, wie auch für die von ihm selbst entdeckte zweite Zentralstelle in der zweiten Hirnwindung (beim Hunde) nachgewiesen. Die Wirkung der Rindenreizung war in einzelnen Fällen gleichseitig, in anderen gegenseitig. Auch Reflexe durch Berührung der Kehlkopfschleimhaut (Adduktionsbewegung auf der gereizten Seite) sind einseitig, wenn die Reizung nicht gerade in der Mittellinie erfolgt. Beim Menschen wirkt der Berührungsreflex nur dann einseitig, wenn die Empfindlichkeit durch Cocaïn etwas abgestumpft ist (Katzenstein).

Die bilaterale Symmetrie ist also zwar bei der normalen Funktionsweise des Kehlkopfes stets gewahrt, aber nicht unlösbar.

VI. Die Beobachtung des Kehlkopfes im Leben.

Infolge der geschützten Lage des Kehlkopfes ist es nicht ganz leicht, ihn, und vor allem die Stimmbänder intra vitam zu Gesicht zu bekommen. Im Tierversuch hat man häufig den Kehlkopf von oben her, durch Ablösung seiner Verbindungen zum Zungenbein, operativ sichtbar gemacht oder auch, was leichter und schonender den Anblick der Stimmbänder verschafft, von unten her, indem die Trachea entweder ganz durchschnitten wird oder von vorn ein Fenster in sie geschnitten wird.

Ohne operativen Eingriff den Kehlkopf am lebenden Menschen oder Tier zu beobachten, versuchten Senn (1827), Babington (1828), Trousseau und Belloc (1837), Liston (1840), Warden (1844) u. a. ohne oder mit nur vereinzeltem Erfolg, während 1854 der Gesanglehrer Manuel Garcia[1]) 1854 in London erfolgreiche Beobachtungen mit einem das Sonnenlicht reflektierenden Spiegelchen an sich und anderen ausführte und zum Studium der Kehlkopfbewegungen benutzte. Unabhängig von Garcia führte 1857 Türck in Wien die Laryngoskopie zum ärztlichen Gebrauch ein. Czermak vervollkommnete gleich darauf die Methode und erweiterte ihre Anwendbarkeit.

Bei der gewöhnlichen Laryngoskopie wird durch einen Hohlspiegel Licht in den Rachen des zu Untersuchenden geworfen; in der Gegend des Zäpfchens werden die Strahlen durch einen kleinen an dünnem Stiel gehaltenen Planspiegel annähernd rechtwinkelig nach unten abgelenkt. Die Brennweite des Hohlspiegels ist so gewählt, daß eine reelle verkleinerte Abbildung der Lichtquelle (die nicht zu klein sein darf) in der Ebene der Glottis entsteht. Eine zentrale Durchbohrung des Hohlspiegels gestattet dem Untersucher, in gleicher Richtung hineinzublicken, in der das Licht einfällt. Einige Bilder vom Kehlkopf bei der Phonation s. u. Tafel II.

Durch die Spiegelung erscheint das, was am Kehlkopf vorn ist (Schildknorpelende der Glottis), oben, was hinten ist (Stellknorpelende), unten. Rechts und links sind nicht vertauscht. Was der Untersucher im Bilde rechts sieht, liegt auch im Körper des Untersuchten rechts vom Untersucher aus; vom Untersuchten aus natürlich links. Denkt man sich aber den im Spiegelbild gesehenen Kehlkopf zu einem ganzen Menschen ergänzt, so würde das rechte Stimmband des Spiegelbildes das linke des ganzen Menschen sein (Hirschberg[2]).

Da man unwillkürlich umgekehrte Lage des Bildes erwartet (den hinteren Teil des Kehlkopfes oben liegend) und infolgedessen der Anfänger leicht desorientiert werden kann, konstruierte Katzenstein[3]) eine kleine Vorrichtung zur doppelten Spiegelung, die das Bild in der erwarteten Lage zeigt („Orthoskopie" des Kehlkopfes).

---

[1]) Physiol. Observ. on human voice, Proc. Roy. Soc. London **7**, 399, 1855 und Observ. physiol. sur la voix humaine 1855, 2. Aufl. 1861. — [2]) Berlin. klin. Woch. 1877, S. 73; Virchows Arch. **69**, 146. — [3]) Berlin. klin. Wochenschr. 1896, Nr. 16; Arch. f. Laryngol. **4**, 179.

Unter „Autoskopie“ des Kehlkopfes versteht man ein von Kirstein[1]) empfohlenes und mehrfach verbessertes Verfahren, den Kehlkopf ohne Spiegel direkt zu betrachten, wozu die Zunge rinnenförmig eingedrückt und die Epiglottis aufgerichtet werden muß. Man erhält dabei, da binokular beobachtet werden kann, ein körperliches Bild des Kehlkopfes.

Zur Messung im laryngoskopischen Bild sind verschiedene Methoden angegeben worden (vgl. die Fachschriften). Speziell zur Messung der Glottisweite bei Tieren hat sich Exners Laryngometer bewährt (beschrieben bei Grossmann, Arch. f. Laryngol. **6**), ferner auch Museholds Apparat (Deutsche med. Wochenschr. 1893).

Bei sehr kräftiger Beleuchtung mit Bogenlicht läßt sich das reelle Bild des Kehlkopfinnern in beträchtlicher Vergrößerung projizieren. Kilian[2]) hat eine dazu geeignete Vorrichtung konstruiert, mittels deren ausgezeichnete Bilder einem ansehnlichen Auditorium gezeigt werden können.

Zur Beobachtung der Schwingungsform der Stimmlippen nützlich und meines Erachtens noch nicht genügend ausgenutzt ist die stroboskopische Methode. Oertel[3]), Spiess[4]), Musehold[5]) u. A. haben sie verwertet und Apparate dazu angegeben. Für Laboratoriumsversuche kann ich folgende sehr einfache Methode empfehlen. Die Strahlen einer Projektionsbogenlampe werden stark konvergent gemacht. Der Schnittpunkt der Strahlen fällt in die Rotationsebene einer runden Metallscheibe mit Schlitzen oder Löchern (die Schlitzbreite darf $^1/_{20}$ der Zwischenraumsbreite nicht übersteigen), die am besten durch einen Elektromotor mit regulierbarem Widerstand gedreht wird. Jenseits der stroboskopischen Scheibe werden die wieder divergierenden Strahlen auf einem Stückchen Mattglas aufgefangen, das dann als Lichtquelle für gewöhnliche Laryngoskopie dient. Noch heller wird das Bild, wenn man statt des Mattglases eine Konvexlinse setzt, deren Abstand von der rotierenden Scheibe gleich ihrer Brennweite ist. Die rotierende Schlitzscheibe kann vom Untersucher mittels eines Gummischlauches sirenenartig angeblasen werden, und der Untersuchte hat die Aufgabe, den betreffenden Ton nachzusingen. Auch reelle Abbildung eines Nernststäbchens in der Ebene der rotierenden Scheibe gibt ein sehr gutes Licht zur Beobachtung.

Neuerdings hat man auch die Röntgenstrahlen mit Erfolg benutzt, um die Stellung des Kehlkopfes, Kehldeckels, der Zunge und des Gaumens zu erforschen[6]).

VII. Die Taschenbänder (falschen Stimmbänder) und der Morgagnische Ventrikel.

Die Taschenbänder sind Schleimhautwülste, die reichlich Schleimdrüsen eingelagert enthalten. Eine eigene selbständige Motilität haben sie nicht, sie erhalten vielmehr nur Ausstrahlungen von Muskelzügen des Kehlkopfes *(M. thyreoarytaenoideus ext.)*. Dementsprechend ist eine Funktion der Taschenbänder ähnlich der der Stimmbänder nicht anzunehmen. Stark aneinander angenähert werden sie nur zu Zeiten, wo die Stimmritze fest geschlossen ist, nämlich bei der allgemeinen Verengung des Introitus beim Schluckakt. Daß sie sich zur Tonbildung aneinanderlegen und durch ihre Schwingungen die Kopfstimme erzeugen (Segond[7]), Kilian[8]) u. a.) ist unbedingt ausgeschlossen, weil man auch bei Falsettönen mit dem Spiegel die wahren Stimmbänder sieht. Auch daß die Taschenbänder beim Falsett auf die Stimmbänder bis

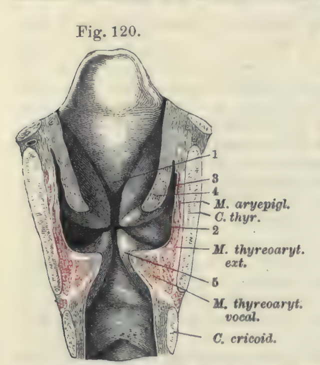
---

[1]) Die Autoskopie, Berlin 1896; und Therapeut. Monatshefte 1896, Juli. — [2]) Münch. med. Wochenschr. 1893, Nr. 6. — [3]) Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1878. — [4]) Arch. f. Laryngol. **7**, 148, 1898. — [5]) Ebenda **7**, 1, 1898. — [6]) M. Scheier, ebenda **7** (1897) und Deutsche med. Wochenschr. 1897; ferner Barth u. Grunmach, Arch. f. Laryngol. **19**, 3. — [7]) Arch. gén. d. méd. 1848 u. 1849. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. **9** (1874).

zur Berührung herabgezogen werden, wie einige[1]) wollen, ist nicht wahrscheinlich. Man dachte sich die Wirkung so, daß hierdurch der schwingungsfähige Teil verkleinert wird, oder daß durch Berührung der Stimmbänder in einer ihrem Rande parallelen Linie künstliche Knotenlinien erzeugt werden, wie der berührende Finger die Saite in Flageolettönen schwingen läßt. Letzteres ist bestimmt nicht möglich, weil man, wie Oertel (s. u. S. 740) zeigte, auch die sogenannten „Knotenlinien" laryngoskopisch sieht, sie also nicht bedeckt sein können. (Vgl. übrigens über diese unrichtige Bezeichnung unten S. 741).

Hyrtl (Lehrbuch d. Anat., 17. Aufl. 1884, S. 747) glaubte, die Taschenbänder könnten den Schall durch Mitschwingen verstärken. Von mehreren Autoren[2]) wird angegeben, daß bei Lähmungen eines Stimmbandes das funktionsfähige sich zur Stimmbildung an das gegenüberliegende Taschenband anlegen kann. Daß auf diese Weise Schall erzeugt werden kann, ist nicht zu bezweifeln, ja selbst ein Mitschwingen des Taschenbandes im gleichen Rhythmus ist nicht ausgeschlossen. Wissen wir doch, daß bei Aneinanderlagerung einer intakten und einer gelähmten wahren Stimmlippe die letztere im Tempo der ersteren mitschwingen kann, trotz der so ungleichen Elastizitätsverhältnisse.

Fig. 120.



Frontalschnitt des Kehlkopfes, vordere Hälfte, von innen (nach Henle-Merkel). Querschnitt der *Mm. thyreoarytaenoidei*. *1* Wulst der *Epiglottis*. *2 Ventriculus laryngis*. *3 Appendix* desselben. *4 Plica ventricularis*. *5 Plica vocalis*.

Physiologisch am wichtigsten ist der Reichtum an Schleimdrüsen, die sich größtenteils in den Ventrikel öffnen und zur Feuchthaltung der Stimmbänder und des Kehlkopfinnern überhaupt dienen. Die durchströmende Luft und die vibrierende Bewegung begünstigen eine rasche Verdunstung und Austrocknung.

Die akustische Bedeutung der Ventrikel kann nicht groß sein. Vor allem ist es nicht wahrscheinlich, daß sie irgend einen Eigenton in den Stimmklang hineinbringen, ja nicht einmal, daß sie bestimmte Partialtöne verstärken. Der kleine, unregelmäßig von weichen Wänden begrenzte Raum ist dafür nicht geeignet. Weit eher ist das der Fall bei den zu großen Säcken erweiterten Ventrikelanhängen der Anthropoiden (z. B. *Simia troglodytes*) und einiger anderer Affen (Brüllaffe). Die Taschenbänder fehlen bei einigen Wirbeltieren (Wiederkäuer).

Malgaigne[3]) und verschiedene Neuere vergleichen den Ventrikelraum mit dem Trompetenmundstück, in dem die schwingenden Zungen freien

[1]) Mandl, Traité pratique etc., p. 273; Stoerk, Klinik d. Krankheiten d. Kehlkopfes, S. 66, Stuttgart 1876 (zit. nach Grützner). Katzenstein (Zeitschr. f. klin. Med. **62**) spricht von einem Auflegen der falschen auf die wahren Stimmbänder beim „Falsett" des Hundes. Schlüsse für die Stimmphysiologie des Menschen dürfen daraus nur mit Vorsicht gezogen werden. — [2]) Bruns, Die Laryng. usw., Tübingen 1865; Rossbach, Physiol. u. Path. d. menschl. Stimme, Würzburg 1869; Stoerk, Klinik d. Krankheiten d. Kehlkopfes **1**, 56. Stuttgart 1876. — [3]) Arch. gén. méd. **25** (1831).

Bewegungsraum finden sollen. Da weder die Lippen des Trompeters noch die Stimmbänder schwingende Zungen im eigentlichen Sinne darstellen und nicht beträchtlich vor- und zurückschwingen, scheint mir dieser Vergleich bedeutungslos. Außerdem könnten, wenn die Taschenbänder fehlten, die Stimmbänder ja noch freier in der Längsrichtung ausschwingen, falls sie es überhaupt täten.

Ich sehe, wie gesagt, die Hauptbedeutung der Taschenbänder und Ventrikel beim Menschen in der Schaffung einer geschützten, Schleim bereitenden, Höhlung.

VIII. Der Kehldeckel (Epiglottis).

Der Kehldeckel hat die doppelte Funktion, beim Schluckakt den Kehlkopfeingang deckelartig zu schließen, und zusammen mit der *Plica pharyngoepiglottica* und *Plica aryepiglottica* die kleinen Flüssigkeitsmengen, die sich im Munde fortwährend bilden und gegen den Zungengrund hin senken, an dem Einfließen in den Kehlkopfraum zu hindern. Letztere Wirkungsweise ist leicht verständlich, komplizierter die erstere. Es kann nicht mehr wie früher davon die Rede sein, daß die Epiglottis passiv heruntergedrückt durch den Bissen oder heruntergezogen von den Kehlkopf-Kehldeckelmuskeln sich über den am Platze bleibenden Kehlkopf legte, wie eine Brücke. Die schwachen Muskelbündel, die vom Schildknorpel und den Stellknorpeln zum Kehldeckel hinaufziehen, würden entfernt nicht ausreichen, um einen sicheren Verschluß des Larynxeinganges herbeizuführen; sie dienen vielmehr in der Hauptsache dazu, Bindegewebszügen, mit denen sie verlaufen, die nötige Widerstandsfähigkeit gegen dauernden Zug zu sichern. Innerviert werden der *M. thyreo-* und *aryepiglotticus* nicht in ganz konstanter Weise, sondern in einzelnen Fällen vom *Laryngeus sup.*, in den anderen vom *Recurrens* (Roemisch[1]).

Einigermaßen sphinkterähnliche Wirkung auf den freien Rand des *Aditus laryngis* haben diese Muskelzüge ja wohl, und insofern beteiligen sie sich an dem Abschluß des Kehlkopfes. In der Hauptsache kommt aber letzterer dadurch zustande, daß der Kehlkopf gehoben und vorn übergeneigt wird unter Hebung und Vorwärtsbewegung des Zungenbeines, Wirkungen des *M. geniohyoideus, mylohyoideus, digastricus* und *hyoglossus.* Der Kehlkopf seinerseits wird an das Zungenbein durch den *M. hyothyreoideus* herangezogen. Der durch den *M. hyoglossus* nach hinten gedrückte Zungenrücken preßt den Kehldeckel auf die durch Muskelzug selbst verengte Kehlkopföffnung.

Nach Czermaks[2]) Angaben wird übrigens beim Schluckakt auch die Glottis geschlossen und die falschen Stimmbänder werden stark herab- und zusammengezogen. Künstliches Offenhalten der Glottis hindert aber nicht den Schlingakt, so daß also jedenfalls über der Glottisverschlußstelle noch der Aditus verschließbar sein muß (Longet[3]).

Entfernung oder Zerstörung der Epiglottis stört das Schlingen fester Speisen fast gar nicht (Magendie, Longet, Schiff), mehr das von Flüssigkeiten.

Nach Meltzer[4]) neigen sich die stark genäherten Stellknorpel beim Schlucken so weit vornüber, daß sie fast den Schildknorpel berühren.

---

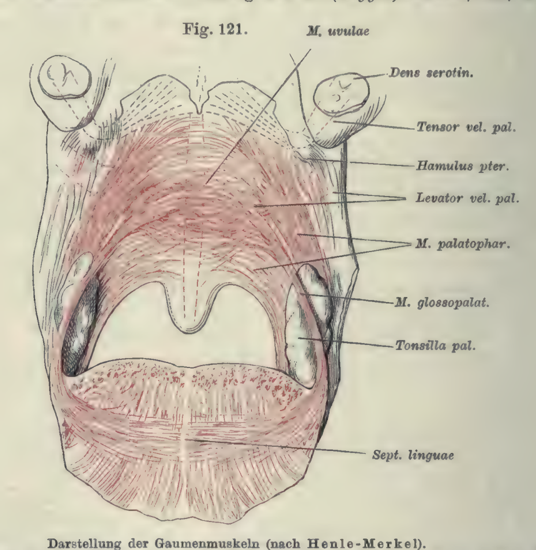
[1]) Arch. f. Laryngol. 2; vgl. auch Barth, Mechanismus der Kehldeckelbewegungen, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1905, Suppl. — [2]) Moleschotts Untersuch. 8, 489, 1862 und Ges. Schriften 1 (2), 545, 1879. — [3]) Arch. gén. de méd. Paris 1841; Traité de physiol., 3. éd I, 131 f. — [4]) Zentralbl. f. Physiol. 1, 437, 1897.

Eine Art Kuriosum, jedenfalls eine schwer verständliche Tatsache, stellt das Vorhandensein von Geschmacksempfindlichkeit an der Oberfläche des Kehldeckels und im Kehlkopfinnern dar. Verson[1]), Gottschau[2]) und Michelson[3]) fanden deutliche Schmeckfähigkeit an der laryngealen Seite des Kehldeckels, Davis[4]) und neuerdings Kiesow[5]) und Hahn[6]) wiesen dann überzeugend auch Schmeckfähigkeit im eigentlichen Kehlkopf nach. Die zur Applikation des Schmeckstoffes dienende Sonde macht zur leichteren Kontrolle der Reizstelle an dem berührten Punkte durch Methylenblaubefeuchtung einen blauen Fleck. Vgl. hierzu dieses Handbuch 3, 623.

IX. Gaumensegel und Pharynxwand.

Die Bewegungen und Einstellungen des Gaumensegels erfolgen durch die Wirkung eines Muskelsystems, dessen Hauptfaserzüge aus Fig. 121 ersichtlich sind. Einfach ist die Wirkung des *M. (azygos) uvulae*, der in der

Fig. 121.



Darstellung der Gaumenmuskeln (nach Henle-Merkel).
Der harte Gaumen ist stark gehoben; die Zunge ist unmittelbar vor dem *Arcus glossopalatinus* frontal durchschnitten. Die an der Rückfläche des Gaumens liegenden Muskeln sind mit punktierten Linien angegeben.

sagittalen Dimension das Gaumensegel zusammenrafft und speziell das Zäpfchen hebt. Der *Levator veli palatini* mit seinen symmetrischen beiden festen Punkten rechts und links muß bei Kontraktion die Hauptmasse des

[1]) Sitzungsber. K. Akad. Wien **57** (1868) und Strickers Handbuch der Lehre v. d. Geweben, 1871. — [2]) Würzburger Verhandl., N. F., **15**. — [3]) Virchows Arch. **123** (1891). — [4]) Arch. f. mikr. Anat. **14** (1877). — [5]) Würzburger Verhandl. N. F. **15**. — [6]) Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorgane **27**, 80, 1901.

weichen Gaumens anheben. Er ist es, der den Abschluß zwischen Rachen- und Nasenhöhle ermöglicht. Der *Tensor* wird ihn dabei in den seitlichen Partien unterstützen. *M. glossopalatinus* und *palatopharyngeus* können in der Hauptsache als die Antagonisten jener bezeichnet werden, indem sie unter Abflachung ihres bogenförmigen Verlaufes das Gaumensegel im ganzen oder nur dessen freien Rand herabziehen. Die größtenteils aus dicht verwebten Muskelbündeln bestehende Platte ändert bei diesen Stellungsänderungen auch ihre Dicke in den einzelnen Teilen.

Über die vergleichende Anatomie und einiges vergleichend Physiologische s. Moser, Das Gaumensegel des Menschen, verglichen mit dem der Säugetiere. Diss. Tübingen 1868.

Bei ruhiger Atmung hängt das Gaumensegel schlaff herunter, und zwar legt es sich hierbei im allgemeinen an die Zunge so nahe an, daß die Passage durch die Mundhöhle fast verlegt ist. Bei mir z. B. geht, wenn ich bei offenem Munde ruhig atme, fast alle Luft durch die Nase; Strömung durch den Mund ist nicht immer und nur in Spuren nachweisbar. Es gehört eine fühlbare Umstellung des Gaumensegel-Zungenverschlusses dazu, um nachweisbar Luft durch den Mund strömen zu lassen. Die individuellen Verhältnisse der Rachenweite, bedingt durch Größe der Zunge und die Konfiguration des Mundhöhlendaches, sind sehr wechselnde.

Bei der Bildung einer Anzahl von Konsonanten, für deren Klang eine Enge im hinteren Teile der Mundhöhle bestimmend ist, legen sich Gaumensegel und Zungenrücken in mehr oder weniger großem Umfang aneinander. Beim Zäpfchen-*R* z. B. wird beiderseits fester Verschluß gebildet, in der Mitte der Zunge aber eine Rinne, die von dem im Luftstrom oszillierenden Zäpfchen abwechselnd ausgefüllt und wieder freigegeben wird. Der mittlere Teil (mittlere in der Richtung vom harten Gaumen zur Uvula gerechnet) des weichen Gaumens ist bei diesem Laut und überhaupt bei allen nichtnasalen Lauten gehoben, so daß zwischen Rachen und Nasenhöhle ein Abschluß eintritt.

Diese Hebung des Gaumensegels erfolgt auch bei allen nicht nasalierten Vokalen in ausgeprägter Weise. Die Figur des Gaumens auf einem Sagittalschnitt wird dabei so, wie es Fig. 128 *I* schematisch darstellt, Ober- und besonders Unterfläche werden deutlich winkelig geknickt. Der freie Rand legt sich dabei der Pharynxwand nicht fest an, weshalb man beim Blick in den geöffneten Mund bei Vokalartikulation den Eindruck gewinnt, es müsse hinter dem Gaumensegel noch eine freie Passage nach oben vorhanden sein. Das ist aber, wie gesagt, nur bei den nasalierten Vokalen der Fall, während bei den anderen ein Verschluß besteht, der einerseits durch Verdickung der oberen nach hinten oben gezogenen Gaumenpartien, andererseits durch den von Passavant[1]) entdeckten und nach ihm benannten muskulösen Wulst in der Pharynxwand gebildet wird. Gaumensegel und Pharynx berühren sich hier in ziemlich großer Ausdehnung.

Das Zustandekommen des Verschlusses hat man auf verschiedene Weise studiert. Czermak goß mit einem Katheter Wasser oder Milch in die Nase während des Phonierens; da die Flüssigkeiten nicht in den Mund flossen,

---

[1]) Über die Verschließung des Schlundes beim Sprechen, Frankfurt a. M. 1863, u. Arch. f. Pathol. **46**.

war der Verschluß erwiesen. Czermak und nach ihm viele andere[1]) haben auch bei Patienten, denen ein Oberkiefer ganz oder teilweise reseziert und daher das Velum von oben sichtbar war, Beobachtungen angestellt. Voltolini[2]) beobachtete mit *Rhinoskopia anterior* und *posterior*. Hartmann[3]), Gutzmann[4]) und Nagel[5]) verbanden ein Nasenloch mit einem Manometer und trieben in das andere komprimierte Luft. Beim ruhigen Atmen entweicht die eingetriebene Luft aus der Nase in den Rachen, ebenso beim Ertönen nasalierter Vokale. Sowie aber ein reiner Vokal gesprochen wird, steigt das Manometer plötzlich, bis der Druck in der Nasenhöhle groß genug wird, um den Gaumenverschluß zu sprengen, wonach ein Teil der Luft mit glucksendem Geräusch entweicht und der Druck damit vorübergehend etwas sinkt. Der Verschluß ist bei den verschiedenen Lauten verschieden fest, am losesten bei *A*, am festesten bei *I*, nächstdem bei *U*. Hartmann fand bei sich Druckwerte von 80 bis 100 mm Hg, bei anderen Personen 30 bis 100 mm. Hartmann sowohl wie Gutzmann fanden bei *A* bisweilen keinen Verschluß, und letzterer Autor teilt mit, daß er ein reines *A* mit und ohne Rachen-Nasenverschluß sprechen kann. Bei mir ist der Verschluß stets vorhanden, wenn ich reines *A* spreche, doch genügt schon ein Druck von 100 bis 150 mm Wasser zu seiner Sprengung; bei *I* ist der Schluß so fest, daß die Luft in die Paukenhöhlen dringt und die Messung der Verschlußfestigkeit nicht möglich ist. Die Hebung des Gaumensegels bei den einzelnen Lauten ist eine verschiedene, im allgemeinen parallel gehend mit der Festigkeit des Rachenschlusses (s. Fig. 128 a. S. 763). Doch kommen auch Abweichungen vor. Die bloße Hebung des Gaumens läßt sich am intakten Organ bestimmen, wenn man eine leichte Sonde durch den unteren Nasengang bis zur Pharynxwand einschiebt. Weiteres hierüber siehe bei Gutzmann (l. c.), Einthoven[6]), Eykman[7]).

Die gesamten Bewegungsvorgänge im Gaumengebiet bei Bildung des Verschlusses beschreibt Passavant (l. c.) wie folgt: Die vordere und obere Hälfte des Gaumensegels wird gehoben und bildet gleichsam eine in gleicher Richtung fortlaufende Verlängerung des harten Gaumengewölbes. Die untere und hintere kleinere Hälfte des Gaumensegels tritt nach hinten, eine senkrechte Stellung einnehmend, zuweilen verkürzt sie sich etwas in der Richtung von oben nach unten. Das Gaumensegel wird schmaler, seine seitlichen Teile nähern sich etwas der Mittellinie.

Durch das Hinaufgezogenwerden des Gaumensegels und die gleichzeitige Annäherung der Seitenwandungen des Schlundes verändern die Gaumenbögen ihre Stellung zueinander. Sie verhalten sich zu der Stellung in der Ruhe wie ein Spitzbogen zu einem Rundbogen, das Zäpfchen in beiden Fällen als vorstehender Schlußstein des Bogens betrachtet.

---

[1]) Sitzungsber. K. Akad. Wien 1857 u. Moleschotts Untersuchungen **5**, 1. — [2]) Vgl. über die Literatur und Geschichte der Lehre von den Gaumenbewegungen H. Gutzmanns zusammenfassende Arbeit in der Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilk. 1893, Heft 8 und „Gaumensegel (physiologisch)“ in Eulenburgs Realenzyklopädie; enzyklopädische Jahrbücher **8**. — [3]) Rhinoskopie u. Pharyngoskopie, 2. Aufl. 1879, S. 191 ff. — [4]) Experim. Studie über die Funkt. d. Eustach. Röhre 1879, S. 29 ff., u. Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1880. — [5]) Zeitschrift. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **38**, 196, 1905. — [6]) Physiologie des Rachens, in P. Heymanns Handbuch d. Laryng. u. Rhinol., Wien (Hölder) 1898. — [7]) Onderzoek. Physiol. Labor. Utrecht, vijfde Reeks **4**, 2.

Die Mandeln und mit ihnen die unteren Enden der Gaumenbogen werden bei dem *A*-Sprechen etwas in die Höhe und nach rückwärts gezogen. Beim Schlucken nähern sie sich auch beide der Mittellinie.

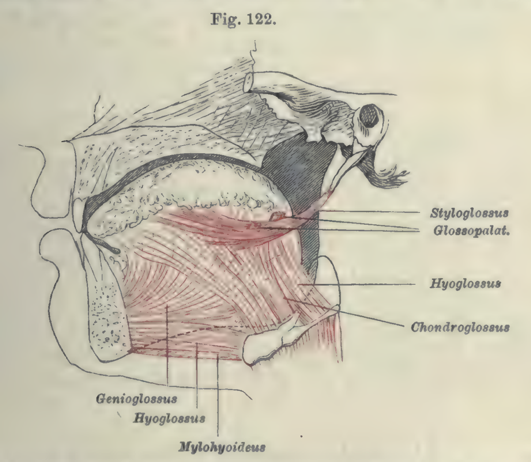
Das Zäpfchen wird kleiner, runzelt sich, und seine Spitze wird etwas nach vorn, zuweilen auch nach hinten gerichtet.

Besonders hoch und spitzig wird der vom Gaumen gebildete Bogen nach Gutzmann beim Leerschlucken, bei sehr hohen Tönen und beim „Bauchreden".

X. Die Zunge.

Die Zunge ist ein muskulöses Gebilde ganz eigener Art, insofern eine große Anzahl Muskeln mit festem oder relativ festem Ursprung sich hier vielfach durchflechten und in dem weichen Organ teils an der Schleimhaut, teils an dem bindegewebigen Septum endigen und die Gestalt desselben vielfältig ändern können, unterstützt nach vorn von den Fasern des mächtigen *M. transversus linguae*, der keinerlei festen Ansatzpunkt hat. Die Anordnung

Fig. 122.



Verlauf der extraglossalen Zungenmuskulatur, halbschematisch (nach Henle-Merkel). Der Unterkieferast der rechten Seite ist dunkel schraffiert; der untere Rand des Kieferkörpers ist durch eine punktierte Linie angegeben.

der wichtigsten Muskeln mit Ausnahme des *Transversus* ist aus Fig. 122 zu ersehen, die Ausstrahlung des *Genioglossus* geht bis zum Zungenrücken hinauf, wo sie nur noch von einer dünnen Längsmuskulatur überlagert ist.

In der Ruhe nimmt die Zunge eine Lage ein, die etwa der Fig. 122 entspricht, d. h. sie füllt den Mund größtenteils aus, läßt aber den Rachen zur Atmung frei. Hierzu ist, abgesehen von einer inneren Absteifung des Zungenkörpers, an der alle Muskeln beteiligt sein dürften, ein Zug nach vorn nötig, der das (in der Narkose gefürchtete) Hintenüberfallen der Zunge verhindert — hauptsächlich die Wirkung des *Genioglossus*.

Gewissermaßen antagonistisch hierzu ist die nach hinten ziehende Muskelgruppe *Hyoglossus* und *Chondroglossus* samt *Styloglossus*. Namentlich die ersteren sind es, die beim Schluckakt die Zunge nach hinten unten ziehen.

Für die Stimmbildung am wichtigsten ist die Gestaltveränderung, die die relative Größe und Gestalt der einzelnen Hohlräume im Munde bedingt. Hierüber ist indessen wenig Bestimmtes auszusagen. Wenn bei Erzeugung bestimmter Laute die Zunge vorn niedergedrückt und hinten hoch emporgeschoben wird, so kommen hierbei hauptsächlich die kombinierten Wirkungen einzelner Portionen des *Genioglossus* und *Hyoglossus* in Betracht, jedenfalls mit Beteiligung des *Transversus*, der die Veränderung der Breitendimension beherrscht. Die einzelnen Portionen der Zungenmuskeln, besonders des *Genioglossus* und *Transversus*, können sich durchaus unabhängig voneinander kontrahieren. Diese Muskeln stellen ebensowenig physiologische Einheiten dar wie etwa der *M. vocalis* im Kehlkopf.

Unserem mechanischen Verständnis im einzelnen noch weit entrückt sind die (übrigens bei verschiedenen Individuen in sehr verschiedenem Grade möglichen) komplizierten Gestaltveränderungen der Zungenspitze, die für die Erzeugung bestimmter Konsonanten (*D*, *T*, *L*, *R*, *S*, *Sch*) wichtig sind. Antagonistische Innervationen spielen dabei eine große Rolle. Man kann u. a. deutlich sehen, wie während des Vorstreckens der Zungenspitze an einzelnen Stellen der Schleimhaut ein Zug nach innen und dadurch Einbuchtung erfolgt.

Das Bewegungs- und Lagegefühl der Zunge ist außerordentlich stumpf (Goldscheider [1]) und schützt nicht vor groben Täuschungen über die wirkliche Stellung. Die Tastempfindung ist dagegen namentlich an der Spitze sehr fein entwickelt.

Neuerdings hat man angefangen, die Bewegungen der Zunge ebenso wie die des Gaumens mittels Röntgenstrahlendurchleuchtung zu studieren (Scheier [2]). Um die Konturen der Zunge in der Seitenansicht besser sichtbar zu machen, haben Barth [3]) und Grunmach [3]) die Zunge zuerst mit Bleistreifen belegt, später eine feine mit einem Kügelchen beschwerte Kette sagittal über den Zungenrücken bis zum Kehldeckel hinab gelegt. Auf einige von den Ergebnissen wird weiter unten einzugehen sein.

XI. Die Erzeugung der Stimmlaute.

1. Lösung und Sprengung der Verschlüsse im Stimmkanal [4]).

Wir haben zu unterscheiden zwischen den Wirkungen des anblasenden Luftstromes auf die Stimmwerkzeuge bei geöffneten (dabei eventuell mehr oder weniger verengten) und bei vibrierenden Verschlußstellen. Im ersteren

[1]) Zeitschr. f. klin. Med. **15** (1888) und Ges. Abhandl. (Leipzig, Barth, 1898) **2**, 47. — [2]) Arch. f. Laryngol. 7 (1898). — [3]) Sitzungsber. d. Berliner laryngol. Gesellsch., 14. Dez. 1906. Ausführlicheres im Arch. f. Laryngol. 1907. — [4]) Eine gute Übersicht der von verschiedenen Forschern älterer und neuerer Zeit geäußerten Anschauungen über die hier berührten Fragen findet sich bei H. Gutzmann, Über Media und Tenuis (Med.-pädag. Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilk. **11** [1901]). Wegen der Literatur sei auf diese Arbeit und die Lehrbücher der Phonetik verwiesen.

Falle greift unter Umständen die Funktion als Lippenpfeife Platz, oder es entsteht die Flüsterstimme. Von beiden Fällen wird weiter unten zu reden sein.

Von Bedeutung sind die Fragen, auf die wir stoßen, wenn wir die Beziehungen zwischen dem Exspirationsdruck und der Öffnung der verschiedenen Verschlußstellen zu ermitteln suchen. Möglich ist die Eröffnung des Kanals auf dreierlei Weise: aktiv oder passiv, durch Lösung oder Sprengung und endlich drittens durch Lösung und Sprengung zugleich (Sievers).

Vielfach wird von einer Sprengung, z. B. des Lippenverschlusses, gesprochen, wo streng genommen gar nicht die rein passive Durchbrechung gemeint ist. Man kann die passive Sprengung des Lippenverschlusses zwar willkürlich bewirken, aber es kommen dann andere Laute zutage, als sie in der Sprache in Form der Explosivlaute verwendet werden. Jede solche passive Sprengung, gegen die durch Muskelspannung Widerstand geleistet wird, führt statt zur einmaligen Verschlußdurchbrechung zu einer intermittierenden Eröffnung, zu schnell abwechselndem Öffnen und Schließen der Lippen. Es sind alle Bedingungen für das Funktionieren der Lippen als Gegenschlagpfeifen (s. u. S. 735) gegeben. Sind die Lippenmuskeln schlaff, so entsteht bei der Verschlußsprengung ein leiser Knall mit anschließendem Blasegeräusch, also wiederum ein Schall, der sich von den in der Sprache verwendeten Explosivlauten sehr wesentlich unterscheidet.

Alle Verschlußstellen im Stimmkanal werden von Weichteilen entweder ganz und gar gebildet, oder doch mindestens zum Teil von solchen begrenzt. Die Folge davon ist, daß bei Herstellung eines der möglichen Verschlüsse und Drucksteigerung im Brustkasten die den Verschluß bildenden Weichteile zunächst etwas nachgeben, ohne daß der Verschluß aufhört. Naturgemäß ist dies am ausgiebigsten der Fall, wo zwei dehnbare membranöse Platten den Verschluß begrenzen, wie die Lippen, an denen die Vorbuchtung bei intrabuccaler Drucksteigerung direkt zu sehen und zu fühlen ist. Die geringe Ausdehnung und wesentlich abweichende Gestalt der Verschlußstücke macht es begreiflich, daß an den Stimmlippen im Kehlkopf eine solche Vorbuchtung nur in geringerem Maße möglich ist. Dagegen wird hier am Kehlkopf eine Hebung des ziemlich lose aufgehängten Organs beobachtet, wenn man bei geschlossener Glottis zu exspirieren sucht. Wenn auch nicht nachweisbar und nicht einmal sehr wahrscheinlich ist, daß diese Kehlkopfhebung ausschließlich auf einer passiven Streckung der Luftröhre durch den Binnendruck beruht, so spielt dieses Moment doch sicher dabei mit. Harless fand bei einer 9,5 cm langen Leichentrachea durch starken Binnendruck eine Verlängerung um 3,3 cm.

Sind zwei Hohlräume durch eine schlaffe membranöse Wand voneinander getrennt, in der sich ein einfacher geradliniger Schlitz befindet, so wird sich dieser, sobald in einem der beiden Räume ein Überdruck herrscht, einfach öffnen und offen bleiben, solange der Luftstrom anhält. Haben die Ränder des Schlitzes zuvor fest aneinandergeschlossen, so muß beim Einsetzen der Druckdifferenz die membranöse Scheidewand gegen die Seite des geringeren Druckes vorgewölbt werden, bis durch diese Deformierung der Schlitz zum Klaffen kommt. Dieselben Verhältnisse liegen auch noch vor, wenn die Schlitzwände von einer mäßigen Kraft elastisch aneinandergedrückt werden, wie es z. B. der Fall ist, wenn die ganze membranöse Scheidewand elastisch

und in einer Ebene flach in der Schlitzrichtung gespannt ist. Durchtretende Luft öffnet den Schlitz und hält ihn offen, ohne daß es zu einem intermittierenden Verschluß und damit zur Klangerzeugung käme; dies geschieht nur unter besonderen, später zu besprechenden Bedingungen.

Ein Beispiel für den eben beschriebenen Vorgang haben wir, wenn wir die Lippen leicht schließen und nun durch den Mund zu exspirieren suchen. Der Lippenspalt öffnet sich nach leichter Vortreibung der ganzen vorderen Mundwand, und die Luft tritt (mit leichtem Reibegeräusch) aus. Zur Erzeugung eines kräftigen Klanges kommt es nur, wenn durch Muskelanspannung kräftiger Lippenschluß intendiert und durch starken Exspirationsdruck dieser Verschluß gesprengt wird.

Der Lippenverschluß weicht von dem oben erwähnten einfachen Schlitz in der membranösen Wand dadurch ab, daß die Schlitzränder nach einer der beiden Seiten vorgewulstet sind, wodurch die Berührungsfläche der Schlitzränder eine größere wird, als sie der bloßen Dicke der membranösen Wand entspricht. In mechanischer Hinsicht hat dies (abgesehen von der wohl geringen Bedeutung der größeren Adhäsion zwischen den feuchten Begrenzungsflächen) den Effekt, daß der Verschluß passiv in der einen Richtung leichter sich sprengen läßt als in der anderen. Versehen wir in einem Modell, bestehend aus einer geschlitzten Gummiplatte, die ein weites Rohr querteilt, die Schlitzränder auf der einen Seite mit lippenartigen Randwülsten, so ist es leicht zu zeigen, daß die passive Eröffnung dieses Lippenverschlusses leichter, d. h. bei geringerer Druckdifferenz, von der lippenlosen Seite her erfolgt. Im allgemeinen ist sie auch von der anderen Seite her möglich, aber nur unter weit beträchtlicherer Durchbiegung der ganzen Membran. Eine solche würde bei den menschlichen Lippen durch die dahinterliegende starre Wand der Zähne verhindert werden, wenn der Fall verkehrten Luftstromes hier überhaupt in Betracht käme.

Wichtiger ist die Berücksichtigung des eben erwähnten Punktes bei dem Verschluß zwischen Rachen und Nasenhöhle durch das Gaumensegel (s. o. S. 724 ff.). Hier liegt ein richtiger Ventilverschluß vor, der bei den unter normalen Umständen vorkommenden Druckverhältnissen hinreichend sicher den von der Ein- oder Ausatmungsluft augenblicklich nicht zu benutzenden Weg absperrt. Allerdings kommt es gelegentlich (namentlich bei katarrhalischem Zustand) vor, daß bei geschlossenem Munde durch einen heftigen Exspirationsstoß das Gaumensegel gewaltsam nach oben gerissen und so die Passage zwischen Rachen und Nasenhöhle für kurze Zeit frei wird. Natürlich geht das nicht ohne heftige, meist etwas schmerzhafte Zerrung des weichen Gaumens ab. Die Leichtigkeit, mit der dieses abnorme Durchschlagen des Ventils eintritt, variiert mit der individuell recht verschiedenen Konfiguration des Rachens und namentlich des Gaumensegels. Willkürlich wird die passive Sprengung des Rachenverschlusses normalerweise nicht ausgeführt (s. aber unten S. 771).

Die verschiedenen Verschlüsse im Innern der Mundhöhle, die zwischen der Zunge und dem harten Gaumen herstellbar sind, können passiv gesprengt werden, indem die Luft die Zunge an irgend einer Stelle von der Wand abdrängt und sich einen mehr oder weniger engen Weg bricht. Das ist mit dem Geräusch des der betreffenden Verschlußstelle entsprechenden

Explosivlautes (K, T, P) verbunden, der dabei stark aspiriert wird, so daß der zugehörige Reibelaut hörbar wird.

Die Zungen-Gaumenverschlüsse können übrigens so fest gemacht werden, daß eine rein passive Sprengung durch den Exspirationsdruck kaum möglich sein dürfte.

Beim Sprechen kommt die rein passive Sprengung hier so wenig wie beim Lippenverschluß vor, es wird vielmehr immer durch aktive Muskelleistungen der Sprengung vorgearbeitet, so daß diese mit geringer Kraft geschieht. Tatsächlich ist der Vorgang bei der Bildung von Explosivlauten in der Sprache stets der, daß der Verschluß (der vorübergehend ein sehr fester sein konnte), aktiv beträchtlich gelockert wird, während gleichzeitig im Windrohr der Druck schon gesteigert wird. Erst wenn der Verschluß schon ein ganz loser ist, erfolgt seine letzte vollkommene Lösung zum Teil durch die Druckluft, die die Verschlußteile auseinanderdrängt, um mit einem mehr oder weniger hörbaren Knall und anschließendem Reibegeräusch zu entweichen.

Der charakteristische Unterschied zwischen den „harten" und den „weichen" Explosivlauten (Tenuis und Media) besteht darin, daß bei ersteren die Drucksteigerung und die Verschlußfestigkeit unmittelbar vor der Lösung höhere Werte erreichen. Ein zweites (nicht unbedingt notwendiges) Charakteristikum liegt in dem bei der Media vorausgehenden, bei der Tenuis fehlenden „Blählaute" (Purkinje). Näheres vergleiche unten bei der systematischen Besprechung der einzelnen Sprachlaute (S. 758).

Am Kehlkopf ist passive Sprengung des Glottisverschlusses möglich und wird außer bei der eigentlichen Phonation beim Husten oder Räuspern ausgeführt. Es sind dazu immer erhebliche Druckwerte nötig. Wie beim Lippenverschluß ist der Erfolg einer solchen passiven Sprengung niemals eine einmalige Eröffnung, sondern es schließt sich stets ein Vibrieren der Stimmlippen und ein intermittierender Verschluß an den gewaltsamen Durchbruch an. Es tritt also stets ein Stimmklang auf.

Einmalige Verschlußsprengung ohne anschließendes Ertönen der Stimme ist (wie beim Lippenverschluß) nur mit vorausgehendem geringem Druck und unter einem mehr oder weniger ausgiebigen Entgegenkommen von seiten des aktiven Öffnungsmechanismus möglich. Die Folge ist hier wie dort ein leiser Knall. An diesem Knall läßt sich eine bestimmte Tonhöhe und ein ausgesprochener Vokalcharakter erkennen. Man kann bei diesen leisen, mit geringem Druck ausgeführten, halb aktiven, halb passiven Verschlußlösungen aus dem resultierenden Klang deutlich heraushören, auf welchen Vokal die Mundhöhle eingestellt war. Sprachwissenschaftlich haben die abgestimmten Knallaute keine Bedeutung, da sie nie ohne Kombination mit einem tönenden oder geflüsterten Vokal vorkommen.

2. Periodische Verschlußsprengung.

Von den verschiedenen Verschlußstellen im menschlichen Stimmkanal ist die in der Stimmritze gelegene ganz besonders dazu geeignet, durch intermittierenden Verschluß Schall zu erzeugen. Auch die Lippen geben, wenn sie hinreichend stark gespannt und mit entsprechendem Druck angeblasen werden, starke kontinuierliche Klänge. Die übrigen Verschlußstellen sind dazu ungeeignet, da an ihnen keine spannbaren Weichteile

beteiligt sind. Verschlüsse von weit langsamerer Intermittenz, deren Anblasen zu keinem kontinuierlichen Klang, sondern zu einem sogenannten Zitterlaut führt, kommen bei der Bildung der *R*-Laute in Betracht.

Die Schwierigkeiten, die für das Verständnis der Stimmbandschwingungen bestehen, dürfte von den Autoren, die sich bisher über den Gegenstand geäußert haben, R. Ewald am richtigsten gewürdigt haben, wenn auch seine Darstellung noch manche Lücke offen läßt.

Man darf, wie Ewald bemerkt, von vornherein nicht bestimmt behaupten, daß beim Kehlkopf die Vibrationen der Stimmbänder ausschließlich passive durch den Luftstrom bedingte seien, wie es etwa bei einer membranösen Zungenpfeife der Fall ist. Es könnten vielmehr die in die Stimmbänder eingelagerten Muskeln bei der teils durch die Spannmuskeln, teils durch den durchbrechenden Luftstrom bewirkten passiven Spannung veranlaßt werden, selbst in rhythmische zitternde Bewegung zu geraten. Ewald führt als Beispiel eines vergleichbaren Vorganges das von ihm so genannte und untersuchte „Kopfschwingen" [1]) an. Diesem vollkommen analoges Erzittern kann man an den Armen beobachten, wenn man die Fäuste ballt und die Unterarmmuskulatur krampfhaft spannt, desgleichen wenn man die gesamte Armmuskulatur zur Überwindung eines sehr schweren Widerstandes stark spannt. Im allgemeinen tritt das Zittern nur auf, wenn die Antagonisten gleichzeitig sehr stark gespannt sind, ohne daß der von ihnen bewegte Körperteil durch diese Kontraktion wesentlich aus seiner Mittellage entfernt wird. Das Gefühl starker Anstrengung fehlt dabei nie.

Wären ähnliche aktive Erzitterungen durch alternierendes Überwiegen des einen und des anderen Muskels in einem Antagonistenpaar auch die Ursache der Stimmbandschwingungen, so müßten außer dem in der Stimmlippe gelegenen Muskel noch dessen Antagonisten mitschwingen. Dies, sowie das Ausbleiben eines Anstrengungsgefühles beim leisen Ertönen des Kehlkopfes macht es unwahrscheinlich, daß der von Ewald erwähnte Schwingungsvorgang im Kehlkopf unter normalen Verhältnissen wirklich zustande kommt. In der Sparsamkeit des Luftverbrauchs, die Ewald im Vergleich mit dem Leichenkehlkopf für jene Möglichkeit ins Feld führt, kann ich keine Stütze jener Annahme sehen. Daß der Organismus sparsamer und zweckmäßiger arbeitet als die mit ihm vergleichbaren nach gleichem Prinzip wirkenden Maschinen, trifft ja in vielen Fällen zu.

Ein zwingender Grund, die Entstehung der Stimmbandschwingungen auch nur zum Teil prinzipiell anders zu erklären als die eines toten oder künstlichen Kehlkopfes, scheint mir demnach nicht vorzuliegen.

Sehr mit Recht betont indessen Ewald die bisher übersehene Schwierigkeit für die Erklärung der Schwingungen in den Zungenpfeifen, namentlich für das verschiedene Verhalten ein- und ausschlagender Zungen. Einschlagend nennt man bekanntlich nach Helmholtz solche Zungen, die den Luftspalt öffnen, wenn sie sich gegen das Windrohr hin bewegen, also in den Druckraum hineinschwingen, während sie bei der umgekehrten Schwingung, nach dem Ansatzrohr hin, die Stellung erreichen, in der sie den Luftdurchtritt verhindern. Bei ausschlagenden Zungen liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Aufschlagend heißt eine Zunge, die sich beim Verschluß der Öffnung mit ihren Rändern auf den Rahmen auflegt, durchschlagend eine solche, die schmäler und kürzer als die Öffnung im Rahmen ist, diese also niemals wirklich luftdicht verschließen kann.

Bemerkenswerterweise sprechen nun die durchschlagenden Zungen nur dann beim Anblasen an, wenn sie einschlagend gestellt sind [2]). Das Nicht-

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **44** (1889). — [2]) Eine von Musehold beobachtete, nicht veröffentlichte Ausnahme tritt ein, wenn über eine ausschlagende Zungenpfeife

ansprechen der ausschlagenden Zunge ist nicht ohne weiteres verständlich. Man könnte folgenden Vorgang erwarten: Die Drucksteigerung im Anblaseraum (Windkasten) treibt die Zunge nach außen, bis der Spalt im Zungenrahmen so weit geöffnet ist, daß eine Portion Luft entweichen kann. Damit sinkt der Druck, die Ursache zur Durchbiegung fällt weg, die Zunge schnappt zurück, schließt dabei die Öffnung wieder, und wenn der Luftzustrom anhält, wiederholt sich das Spiel. Auf diese Weise kommt das Klappern des Deckels auf dem Teekessel zustande und auch das Schwingen des Zäpfchens beim gutturalen *R*.

Bei den ausschlagenden Zungen tritt aber tatsächlich etwas ganz anderes ein: Die Zunge biegt sich nach außen durch und bleibt dauernd in dieser Lage, solange die Druckdifferenz in den beiden Räumen vor und hinter dem Zungenrahmen dieselbe bleibt.

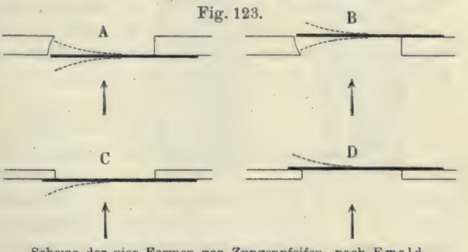


Fig. 123.

Schema der vier Formen von Zungenpfeifen, nach Ewald.
A durchschlagend einschlagend. B durchschlagend ausschlagend.
C aufschlagend, einschlagend. D aufschlagend, ausschlagend.

Dies verschiedene Verhalten der ein- und ausschlagenden Zungen erklärt Ewald nach dem Prinzip des „pneumatischen Widders", eines Analogons des bekannten hydraulischen Widders (Montgolfier): Bei der plötzlichen Unterbrechung eines Luftstromes entsteht vor der Unterbrechungsstelle eine schnell auftretende und wieder verschwindende Drucksteigerung, hinter der Verschlußstelle eine entsprechende negative Druckschwankung. Beide Schwankungen breiten sich im Windrohr und Ansatzrohr wellenförmig aus. Ist die den Verschluß herstellende Platte wie im Falle der Zungenpfeife selbst elastisch durchbiegbar oder sonstwie lokomobil, so wird der positive wie der negative Druckstoß sie im Moment des vollständigen Verschlusses durchbiegen oder dislocieren. Bei der einschlagenden Zunge (Fig. 123 A) tritt der Verschlußmoment auf dem Schwung in der Richtung des Luftstromes ein; die erwähnten Druckstöße setzen in diesem Augenblick ein und treiben die Zunge noch etwas in der gleichen Richtung vor. Währenddessen hat die Druckwelle Zeit, sich von der Verschlußstelle aus fortzupflanzen, und an der Verschlußstelle selbst tritt die entgegengesetzte Phase, negative Schwankung vor, positive hinter der Zunge, auf und begünstigt so den Rückschwung. Es treten also bei dieser Art Zungen im Moment des Verschlusses und beim beginnenden Rückschwung begünstigende Faktoren auf, die geeignet sind, den Schwingungsvorgang dauernd zu unterhalten.

Nur in einem Falle kann die sonst richtig konstruierte einschlagende Zunge ganz oder teilweise versagen, dann nämlich, wenn die Reflexionsverhältnisse im

---

ein auf sie abgestimmtes Ansatzrohr gesetzt ist. Dann schwingt auch die durchschlagende Zunge, offenbar von der nach dem Lippenpfeifenprinzip zunächst angeblasenen Luftsäule angeregt. Ohne Ansatzrohr ist aber die ausschlagend durchschlagende Pfeife nicht zum Tönen zu bringen.

Windrohr oder Ansatzrohr so beschaffen sind, daß zwischen den an der Verschlußstelle entstehenden Druckstößen und den reflektierten Druckwellen Interferenz auftritt.

Bei der ausschlagenden Zunge liegt die Sache anders; wenn sie zurückschwingen würde, müßten in dem Augenblick, wo sie den Rahmen verschlösse, Druckverhältnisse entstehen, die ihren Schwingungsvorgang hemmen. Andauernd schwingen könnte sie also nur in dem Falle, daß die ganze Anordnung, die Gestalt und Elastizität der Zunge ihr den äußersten Rückschwung überhaupt bis zu dem Punkte gestattet, wo sie die Rahmenspalte eben schließt. Dies ist der Fall, wenn die Zunge nicht durchschlagend, sondern aufschlagend konstruiert ist. Läßt man eine derartige Metallzunge, nachdem man sie mit dem Finger vom Rahmen etwas abgehoben hat, auf ihn zurückschnellen, so prallt sie elastisch ein wenig zurück. Tritt gleichzeitig ein Luftstrom aus dem Spalt heraus, so muß dessen plötzliche Unterbrechung durch die aufschlagende Platte deren elastischen Rückschwung begünstigen, die Pfeife kann tönen.

3. Membranpfeifen.

Auf die Wirkungsweise metallener und anderer nichtmembranöser Zungen näher einzugehen, ist hier nicht am Platze, da die Stimmlippen im menschlichen Kehlkopf ihnen funktionell zu fern stehen, als daß man mehr als die allgemeinsten Gesetze von jenen auf diese übertragen könnte. Näher steht dem Kehlkopf die aus membranösen Zungen gebildete Pfeife. Die Differenzen sind freilich auch hier noch so groß, daß die Bezeichnung „künstlicher Kehlkopf“ für das sogleich zu besprechende Instrument mit schwingenden Gummimembranen nur mit Vorbehalt aufzunehmen ist.

Gemeinsam ist fast allen mit Gummimembranen u. dgl. ausgerüsteten Zungenpfeifen, daß sie aufschlagend eingerichtet sind und infolgedessen auch ausschlagend ansprechen. Sie werden auch fast ausschließlich in dieser Anblaserichtung verwendet.

Während bei den Pfeifen mit nichtmembranösen Zungen meistens nur eine schwingende Zunge auf oder durch einen starren Rahmen schlägt (Ausnahmen: Oboe, Englischhorn, Fagott), ist bei den membranösen Zungen die Zweizahl die übliche, und nur in sehr primitiven Instrumenten, wie sie auf den Jahrmärkten ertönen, schwingt nur ein Stimmband.

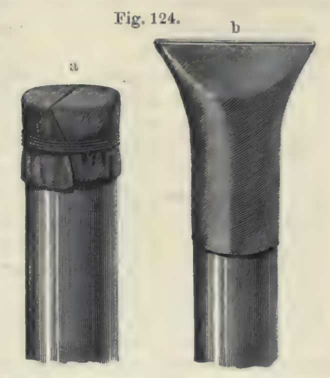
Zu wissenschaftlichen Versuchen sind meist zweilippige membranöse Zungenpfeifen verwendet worden. Solche in durchschlagender Form herzustellen, scheint unmöglich zu sein; sie sprechen nicht an, bei keiner der beiden Anblaserichtungen. Sehr leicht sprechen dagegen in beiden Richtungen an die aufschlagenden Membranpfeifen mit dachförmig gegeneinander gestellten Membranen, wie sie Helmholtz vielfach verwendet hat (Fig. 124 b). In vervollkommneter Form mit Vorrichtungen zum Spannen der Membranen, wie sie Ludwig konstruierte, sind sie als „künstliche Kehlköpfe“ bezeichnet worden.

Wie ohne weiteres ersichtlich, weicht der Schwingungstypus einer solchen Pfeife, wie Fig. 124b, von dem der meisten starren Zungenwerke wesentlich ab, indem die beiden Lippen gegeneinander schwingen und sich in mehr oder weniger großer Fläche berühren. Von starrlippigen Pfeifen schwingen nur die Oboe und das Fagott in dieser Richtung, freilich zugleich einschlagend, während

der künstliche Kehlkopf fast immer ausschlagend benutzt worden ist. Ich bezeichne im Anschluß an Grützner [Ergebnisse der Physiol. 1 (2), 484], der von gegenschlagenden Zungen spricht, derartige Pfeifen als Gegenschlagpfeifen.

Die künstlichen Kehlköpfe sind nützlich gewesen, um die Abhängigkeit der Schwingungszahl von der Länge, Spannung, Dicke, dem Material der Membran, sowie vom Anblasedruck und dem Ansatzrohr festzustellen. J. Müller und Harless besonders haben diese Gesetze ermittelt. Für das Verständnis der Funktion des lebendigen Kehlkopfes sind die Versuche aber von beschränktem Wert. Es ist selbstverständlich, daß die Stimmlippen den auch für tote elastische Körper im allgemeinen gültigen Gesetzen im wesentlichen folgen müssen. Die Gesetze der Gummimembranen aber lassen sich auf die dicken prismatischen Stimmlippen nicht ohne weiteres übertragen, ja selbst die Stimmlippen des toten Kehlkopfes sind nicht mit Sicherheit als gute Vergleichsobjekte zu bezeichnen, da sie erstens höchstwahrscheinlich bei Dehnung eine andere Form annehmen als die lebendigen, und ihnen zweitens die Einlagerung des lebendigen Muskels mit seinen ganz eigenartigen Elastizitätsverhältnissen abgeht.

Fig. 124.

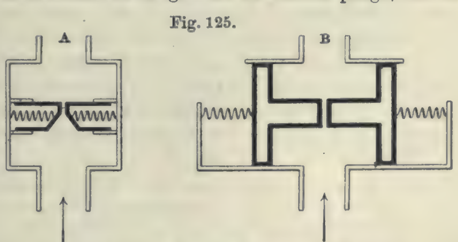


Zweilippige Membranpfeifen (nach J. Müller).

4. Der Kehlkopf als Gegenschlagpfeife.

Es kann als etwas überraschend bezeichnet werden, daß auch in den neueren Lehrbüchern, sowie in spezialistischen Schriften die Lehre von den Stimmbandschwingungen noch immer so dargestellt zu werden pflegt, als ob der Kehlkopf eine gewöhnliche zweilippige Zungenpfeife mit membranösen Bändern wäre, während man doch seit dem Jahre 1898 klare Beweise dafür in Händen hatte, daß der Kehlkopf wenigstens bei der Erzeugung der Bruststimme nicht als Zungenpfeife im üblichen Sinne des Wortes funktioniert. In Heymanns Handbuch der Laryngologie erwähnte Ewald die Möglichkeit, daß die Stimmlippen nicht in der Längsrichtung des Stimmkanals, sondern in der Querrichtung, also gegeneinander schwingen. Ewald bildete schematisch zwei Formen von Pfeifen ab, bei denen die periodische Unterbrechung

Fig. 125.



Zwei Polsterpfeifen (Gegenschlagpfeifen), nach Ewald.
Der Pfeil gibt die Anblaserichtung an. Pfeife A kann nur in der vorgezeichneten Richtung angeblasen werden, B auch in der umgekehrten.

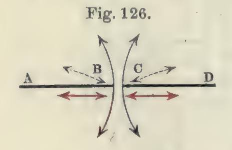
des Luftstromes statt durch vibrierende Zungen durch seitlich auseinanderweichende elastische Polster bewirkt wird. Die Fig. 125 A und B stellen die Ewaldschen „Polsterpfeifen" dar, deren Konstruktionsprinzip ohne Beschreibung klar ist. Sie fallen unter den Begriff der von mir oben als Gegenschlagpfeifen bezeichneten Instrumente. Eine ausführliche Erörterung der Gründe, aus denen das Polsterpfeifenprinzip für den Kehlkopf besser paßt als der gewöhnliche Zungenpfeifenmechanismus, vermißt man bei Ewald; es findet sich nur der allerdings sehr wichtige Hinweis auf die Dicke der Stimmlippen und die Schwierigkeit, unter diesen Umständen die beobachteten Glottisweiten während der Phonation zu erklären.

Konsequenter durchgeführt sind diese Überlegungen in der im gleichen Jahre erschienenen inhaltreichen Arbeit von Musehold[1]), der sowohl die schwingenden wie durch stroboskopisches Verfahren zum scheinbaren Stillstand gebrachten Stimmbänder photographierte und Ergebnisse erhielt, die mit der Annahme von Durchschlagschwingungen der Stimmlippen im Brustregister unvereinbar sind. Auf Grund eigener unabhängiger Beobachtungen kann ich Museholds Anschauung nur beipflichten.

Membranöse Zungenpfeifen mit zwei Lippen, die in einer Ebene gespannt sind, können nur durchschlagend sein. Sollen zweilippige Membranpfeifen aufschlagend sein, so müssen die beiden Lippen miteinander einen Winkel bilden, der 120° nicht übersteigen darf, wenn noch einigermaßen synchronische Schwingungen eintreten sollen. Daß die Stimmlippen nicht unter einem solchen Winkel, sondern annähernd unter 180° aufeinander stoßen, lehrt die stroboskopische Betrachtung ohne weiteres. Daß es sich aber auch (bei der Bruststimme) nicht um durchschlagende Zungen handeln kann, geht aus dem sparsamen Luftverbrauch mit hoher Wahrscheinlichkeit, aus der stroboskopischen Betrachtung, die vollständigen Glottisschluß wenigstens im größten Teile der Stimmbandlänge zeigt, mit Bestimmtheit hervor.

Betrachtet man einen normalen Kehlkopf während der Phonation im Laryngoskop, so erscheint die Stimmritze nicht geschlossen, sondern $^1/_4$ bis $^1/_2$ mm weit, mit unscharfer Begrenzung. Dieses Bild könnte, wie man ohne weiteres sieht, sowohl durch vertikale wie horizontale Schwingungen erzeugt werden. Bei stroboskopischer Betrachtung aber muß sich der Unterschied zeigen: Läßt man die Frequenz der Lichtblitze, die die Stimmlippen treffen, fast genau ebenso groß werden wie die Frequenz der Schallschwingungen, die der Kehlkopf gerade erzeugt, so sieht man die Stimmlippen abwechselnd in vollem Glottisschluß, namentlich in der Mitte wulstig abgerundet (Musehold) und dann auseinanderweichend bis zu einer Distanz von 1 bis $1^1/_2$ mm. Das ist nur möglich, wenn die Schwingungen transversal zur Luftröhrenachse, im Sinne des Gegenschlagmechanismus erfolgen. In Fig. 126 seien *AB* und *CD* die oberen Begrenzungen der beiden Stimmlippen. Nach dem Zungenpfeifenmechanismus müßten die freien Ränder *B* und *C* (wenn die Pfeife als durchschlagend gedacht ist) in der Richtung der schwarzen Pfeile auf und nieder schwingen. Rechnet man, um ein Beispiel von den resultierenden Glottis-

Fig. 126.



[1]) Arch. f. Laryng. 7 (1898). Vgl. auch: W. Nagel, Problematisches in der Physiol. d. Stimmlippen, Zentralbl. f. Physiol. 21 (1907).

weiten zu geben, die Dimensionen $AB = CD = 10$ mm und die Amplituden der Schwingung in Richtung der schwarzen Pfeile zu 4 mm, so stellt sich der in der Laryngoskopierichtung projizierte Abstand der beiden Lippen im Moment des weitesten Ausschwingens immer noch zu weniger als $^1/_4$ mm dar. Da die gewählten Zahlen schon viel zu hoch sind, ergibt sich die Unmöglichkeit, Schwingungen von dieser Art anzunehmen.

Beim Gegenschlagmechanismus müssen die Schwingungen in der Richtung der roten Pfeile erfolgen. Dazu müßten die ganzen schwingungsfähigen Platten AB und CD nach außen zurückweichen können (entsprechend Ewalds Polsterpfeife A). oder, was bei einem Weichgebilde weit natürlicher ist, jede der beiden Platten müßte in der Querdimension AB bzw. CD verkürzbar, zusammendrückbar sein (Pfeife B, Fig. 125). Zur Erzielung einer maximalen Glottisweite von 2 mm brauchte in diesem Falle die Schwingungsamplitude nur 1 mm zu betragen.

Es fragt sich, ob solche Schwingungen möglich sind und mit den tatsächlichen Beobachtungen übereinstimmen. Die schon von Luschka hervorgehobene und seitdem oft erwähnte dick-keilförmige Gestalt der Stimmlippen muß das Auseinanderdrücken durch eine von unten andrängende Luftmenge sehr begünstigen, mehr als das Nachobendrücken. In der letzteren, der longitudinalen Richtung muß allerdings auch eine Druckkomponente vorhanden sein, und man wird nicht bezweifeln dürfen, daß die Oberfläche des Stimmlippenpaares bei der Phonation etwas gehoben wird.

Wir sind leider nicht in der Lage, festzustellen, ob die Stimmlippen einen ähnlich dicken Querschnitt, wie ihn etwa die Fig. 120 zeigt, auch beim Phonieren beibehalten; wir müssen vielmehr a priori die Möglichkeit zugeben, daß die eigenartige Lagerung der Muskelfasern in den Stimmlippen diese im Moment der Stimmbildung zu relativ dünnen Bändern auseinanderpressen. Es liegt aber keinerlei positiver Anhalt hierfür vor. Dawider spricht vielmehr, wie schon oben angedeutet, der bei der Bruststimme so sparsame Luftverbrauch, der sich mit einem unter jener Annahme notwendig vorauszusetzenden Mechanismus durchschlagender Zungen schlecht vereinigen läßt, vor allem aber das stroboskopische Bild, das man leicht sehen kann, und das Musehold in so ausgezeichneter Weise photographiert hat: Wechsel zwischen vollem Glottisschluß und recht weiter Glottis. (Vgl. hierzu Taf. II, Fig. 3 u. 6). Diese Gründe sind meiner Meinung nach so zwingend, daß es ausgeschlossen erscheint, noch von einem Schwingen der Stimmlippen von oben nach unten (beim Brustregister!) zu sprechen [1]).

---

[1]) Das Aussehen der Stimmlippen bei Brusttönen unter stroboskopischer Betrachtung zeigt so recht deutlich, wie unzutreffend die Bezeichnung „Stimmband" für diesen abgerundeten Wulst ist. Musehold hat übrigens beobachtet (was man bei dieser Beschaffenheit und Schwingungsweise der Stimmlippen erwarten konnte), daß die Phase, während welcher die Glottis geschlossen ist, beträchtlich länger dauert als die Stellung in maximaler Erweiterung. Das zeigt sich darin, daß es sehr viel leichter ist, den Kehlkopf stroboskopisch im geschlossenen als im offenen Zustande der Glottis zu photographieren (von Musehold in einem nicht gedruckten Vortrag in der Berliner laryngologischen Gesellschaft vorgetragen).

Dies ist sehr begreiflich; die Stimmlippen schwingen nicht nur bis zur Berührung gegeneinander (mit Ausnahme der ganz piano angegebenen Brusttöne), sondern sie platten sich aneinander bei dem kräftigen Zusammenstoß ab, ein Teil

Es soll aber auch nicht gesagt sein, daß die Schwingungen rein in der Transversalebene erfolgen. Die weichen elastischen Stimmlippen werden vom Luftstrom, wie gesagt, auseinandergepreßt, aber auch nach oben getrieben. Welche Bewegung überwiegt, hängt von dem Widerstande ab, den die Stimmlippenmasse der Durchbiegung in der einen oder anderen Richtung entgegensetzt.

Wenn wirklich, wie wir annehmen, die Stimmlippe im Brustregister bedeutende Dicke hat, so liegt es auf der Hand, daß diese Gestalt die Querschwingungen außerordentlich begünstigen muß, ganz im Gegensatz zu den Membranen künstlicher Kehlköpfe einschließlich der Leichenkehlköpfe, bei denen die dünne gespannte Membran weitaus am leichtesten über die Fläche durchgebogen wird. Die Durchbiegung der Stimmlippen in der Längsrichtung hat, wie Musehold annimmt, die Wirkung, daß die Bänder in einem nach oben konvexen flachen Bogen (in der Fig. 126 als punktierte Linie gezeichnet) schwingen. Daß die Schwingungen ungefähr in dieser Richtung erfolgen, nehme auch ich an, doch habe ich den Eindruck gewonnen, als ob Hin- und Rückschwung nicht auf dem gleichen Wege erfolge, sondern die ganze Schwingungsbahn eine gestreckte Ellipse oder Schleife ist. Näheres hierüber wird noch zu ermitteln sein; am Prinzip der Sache ändert es nichts.

Es ist noch zu bemerken — auch hierin befinde ich mich mit Musehold in Übereinstimmung —, daß auch die eigentlichen Lippen, wenn sie durch Ausatmung nach mehr oder weniger festem Verschluß zum Tönen gebracht werden, nicht aufschlagend ausschlagend, sondern gegenschlagend, fast rein transversal schwingen. Auch in diesem Falle ist die Schwingung nicht rein quer, sondern es handelt sich um etwas verwickeltere Schwingungen. Das Prinzip der Gegenschlagpfeifen kann man sich an den Lippen geradezu besonders leicht veranschaulichen.

Musehold hat auch diesen Schwingungsvorgang stroboskopisch untersucht, indem er die Lippen an ein Glasrohr mit Trompetenmundstück ansetzen ließ und während intermittierender Beleuchtung betrachtete. Das beträchtliche Klaffen im einen, der volle Lippenschluß im anderen Umkehrpunkt der Schwingung war deutlich zu demonstrieren.

Der Kehlkopf funktioniert also dem Lippenpaar im Trompetenmundstück sehr ähnlich, hat aber mit den Zungenpfeifen der Oboe, des Harmoniums, sowie mit den membranösen künstlichen Kehlköpfen nur entferntere Beziehungen.

Auch der Mechanismus des Vogelkehlkopfes ist als Gegenschlagpfeife leichter verständlich als auf Grund des Zungenmechanismus.

In diesem Zusammenhange ist auch noch die Bedeutung der Anblaserichtung zu erwähnen, weil man auch hierbei auf Tatsachen stößt, die die Auffassung des Kehlkopfes als durchschlagende Zungenpfeife nicht zulassen.

Der menschliche Kehlkopf spricht in der Exspirationsrichtung weit leichter als in der umgekehrten an, nähert sich also darin der Ewaldschen Gegenschlagpfeife A. Immerhin ist auch inspiratorisches Phonieren besonders bei einiger Übung möglich; im Redestrom geschwätziger Leute hört man oft

---

der Zeit und der Energie wird hierfür verbraucht. Während dieser Phase des Glottisschlusses steigt der Druck in der Trachea schnell an, bis er wieder die zur Sprengung nötige Höhe erreicht.

auch die Inspiration zur Phonation verwendet (van Kempelen[1]), und bei nervösen Kindern kommt es vor, daß sie das exspiratorisch gesprochene Wort inspiratorisch wiederholen. Man kann auch inspiratorisch singen, und zwar sowohl mit Brust- wie Falsettstimme[2]). Bekannt ist, daß beim Weinen, Schluchzen, seltener beim Lachen auch die inspiratorische Stimme verwendet wird.

Manche Tiere phonieren in beiden Richtungen; so miaut die Katze, wie wohl E. du Bois Reymond[3]) zuerst angab, inspiratorisch, Pferd und Esel können sehr laute Töne auf diese Weise erzeugen. Alle diese Tiere haben aber auch exspiratorische Laute.

Ehe wir die Frage nach der Schwingungsweise der Stimmlippen im Falsett erörtern, wird es sich empfehlen, einiges Allgemeine über die Register mitzuteilen.

5. Die Stimmregister.

Von den Stimmregistern sagt Garcia in der für sein Forschen und Denken charakteristisch klaren Weise: „Wir verstehen unter Register eine Reihe von aufeinanderfolgenden homogenen, von der Tiefe zur Höhe aufsteigenden Tönen, die durch die Entwickelung desselben mechanischen Prinzips hervorgerufen sind, und deren Natur sich durchaus unterscheidet von einer anderen Reihe von ebenfalls aufeinanderfolgenden homogenen Tönen, die durch ein anderes mechanisches Prinzip hervorgerufen sind. Alle demselben Register angehörigen Töne sind indessen von einerlei Natur, gleichviel welche Modifikationen sie hinsichtlich des Klanggepräges oder der Stärke erleiden können. Die Register decken einander in einem Teile ihres Gebietes, so daß die in einer gewissen Region vorhandenen Töne zu gleicher Zeit zwei verschiedenen Registern angehören können, und daß die Stimme dieselben, sei es im Sprechen, sei es im Singen, angeben kann, ohne sie miteinander zu verwechseln“[4]).

Allgemein nimmt man jetzt in wissenschaftlichen Kreisen zwei Hauptregister an, die Bruststimme und die Falsettstimme. Letztere heißt auch Fistelstimme, manche nennen sie Kopfstimme, während andere Kopf- und Falsettstimme trennen wollen. Letztere Unterscheidung bleibt hier außer Betracht. Als drittes anerkanntes Register ist das Strohbaßregister zu nennen. Auch ein Mittelregister zwischen Brust- und Falsettstimme läßt sich einigermaßen abgrenzen. Am meisten interessieren hier das Brust- und Falsettregister.

An einer präzisen akustischen Definition der Register fehlt es noch. Wir wissen nur, daß die Falsettöne ärmer an Obertönen sind als die Brusttöne, und daß die Strohbaßtöne etwas Rauhes an sich haben. Für das fein analysierende Ohr aber unterscheiden sich die Register deutlich, und auch das Gefühl dessen, der die Töne selbst hervorbringt, gestattet dem Geübten sicher die Angabe, in welches Register die Töne gehören. Es handelt sich um Lageempfindungen und Spannungsgefühle in den Stimmorganen, die sehr unbestimmter Natur sind und nur bei gehöriger Übung verwertet werden können. Viele Personen können einen Ton in dem einen oder dem anderen

---

[1]) Mechanik d. menschl. Sprache usw. Wien 1791, S. 104. — [2]) Segond, Arch. gén. méd. **17**, 200, 1848. — [3]) Mitgeteilt von Katzenstein, Arch. f. Laryngol. **10** (2), 17. — [4]) Zit. nach Gutzmann.

Register angeben, ohne aussagen zu können, wie sie den Umschlag bewirken.

Es gibt objektive Merkmale, an denen ohne Zuhilfenahme der akustischen Analyse erkannt werden kann, ob ein Ton dem Brust- oder Falsettregister angehört. Der Kehlkopf steht bei der Bruststimme tiefer als bei der Fistelstimme; die Vibrationen des Brustkastens sind bei der Bruststimme beträchtlich stärker, die des Schädels dagegen auch bei der Fistelstimme sehr merklich, wenn auch nicht stärker als bei der Bruststimme (Rossbach [1]).

Die laryngoskopische Untersuchung während des Falsettsingens ist möglich. Man sieht als charakteristisch für dieses Register (ob mit Recht, lasse ich dahingestellt) feste Aneinanderlagerung der *Processus vocales* an, also kurze Glottis; dagegen erscheint sie beträchtlich weiter als im Brustregister (wenigstens in den tieferen Falsettönen) und von den leicht bogenförmig geschwungenen Stimmlippenrändern begrenzt.

Was die Schwingungsart der Stimmlippen im Falsett betrifft, so kann ich der Äußerung Grützners aus dem Jahre 1879, daß wir über sie genugsam unterrichtet seien, selbst für die Gegenwart nicht zustimmen. Wegen der älteren Theorien des Falsett sei auf Grützners Darstellung (S. 101 ff.) verwiesen. Wir wissen so gut wie nichts sicheres.

Die Beobachtungen bieten große Schwierigkeiten, und irrige Voraussetzungen haben in die Deutung des tatsächlich Gesehenen einige Verwirrung gebracht.

Fest steht, daß der Luftverbrauch im Falsett größer ist als bei der Bruststimme, und nach den bestimmten Angaben Musehold s (l. c.), daß, wie hiernach zu erwarten, die Glottis während des Tönens nicht zum völligen Schluß kommt. Garcia ließ einen Sänger einen Ton im Falsett und Brustregister möglichst lange aushalten. Die Luft reichte beim Falsett nur auf drei Viertel der Zeit, während der der Brustton zu halten war.

Lehfeldt [2]) hat schon in der vorlaryngoskopischen Zeit die Theorie aufgestellt, daß beim Falsett die Stimmlippen nicht in ihrer ganzen Breite, sondern nur mit dem freien Rande schwingen. Die Beobachtungen von Oertel [3]), der das Verdienst hat, die Stroboskopie in die Kehlkopfforschung eingeführt zu haben, wurden ebenso wie diejenigen Koschlakoffs [4]) im Lehfeldtschen Sinne gedeutet. Oertel glaubte eine bogenförmige „Knotenlinie" zu sehen, durch die jedes Stimmband in einen äußeren und inneren Teil geteilt wird. Diese Knotenlinie spukt trotz Réthis [5]) vortrefflicher Richtigstellung noch immer in der Literatur, obgleich sie ganz bestimmt nicht existiert.

Die Oertelsche Knotenlinie mag manchem als Erklärung für das Falsett erschienen sein, der von der Erzeugung des Saiten-Flageoletts durch Dämpfung an gewissen Knotenpunkten eine dunkle Erinnerung hatte. Derartiges kommt beim Falsett nicht in Betracht. Um überhaupt von einer Knotenlinie in einer Membran sprechen zu können, müßte man rechts und links von ihr gegensinnige Bewegung

[1]) Physiol. u. Path. d. menschl. Stimme. Würzburg 1869. — [2]) Nonnulla de vocis formatione, Berlin 1835. — [3]) Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1878 u. Arch. f. Laryngol. **3** (1894). — [4]) Arch. f. d. ges. Physiol. **38** (1886). — [5]) Experimentelle Untersuchungen über den Schwingungstypus und Mechanismus der Stimmbänder bei der Falsettstimme. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien **105**, III, 1896; ferner ebenda **106**, III, 1897, und Wiener Klin. Rundschau 1897.

konstatieren können, wie Réthi richtig betont. Es müßte eine Schwingung wie im Schema Fig. 127 vorliegen. Um sie nachzuweisen, müßte man die auf und ab gehende Bewegung sehen können, was bei der monokularen Laryngoskopie natürlich unmöglich ist. Oertel spricht zwar von der Wahrnehmung solcher Bewegung, ohne aber anzugeben, wie sie ihm möglich wurde. Einige andere Autoren scheinen gleichsinnige Bewegung im ganzen Stimmband anzunehmen und reden doch von der Knotenlinie.

Koschlakoff, der an toten und lebendigen Kehlköpfen beobachtete, spricht ebenfalls von der Knotenlinie, hat aber tatsächlich am lebenden nur feststellen können, daß die Ränder stark schwingen, die übrigen Teile fast gar nicht. „Es war mir hier ebensowenig möglich, mich von den entgegengesetzten Bewegungen der Teile, welche zu beiden Seiten der Knotenlinie liegen, zu überzeugen, wie bei den Untersuchungen an toten Kehlköpfen.“ Koschlakoff glaubte also an die Knotenlinie, ohne sie gesehen zu haben. Auch Grützner und Ewald berichten unbedenklich über sie. In diesem Zusammenhang sind C. Müllers[1]) Beobachtungen an Pergamentmembranen genannt worden, bei denen ebenfalls Knotenlinien durch aufgestreuten Sand sichtbar wurden. Soviel ich sehe, handelte es sich hierbei aber um Resonanzvorgänge, überhaupt um Verhältnisse, die mit denen der Stimmlippen nicht vergleichbar sind.

Fig. 127.

Réthi (l. c.) hat am lebenden Kehlkopf stroboskopisch und am toten, sowie am präparierten Kehlkopf mittels mikroskopischer Beobachtung aufgestäubten Metallpulvers den Schwingungsmodus im Falsett untersucht und hat eine Knotenlinie niemals gefunden. Auch Musehold (l. c.) beschreibt nichts derartiges.

Die beiden letztgenannten Autoren geben dagegen an, und das ist zweifellos der richtige Kern in Lehfeldts Theorie und Oertels Beobachtung, daß die Schwingungen nur in einer ziemlich scharf abgegrenzten Randzone kräftig sind und die übrige Stimmlippe fast still steht. Daß sich an der Übergangsstelle von den starken Schwingungen zu der relativ ruhigen Zone eine Schleimlinie absetzt, wie Musehold beschreibt und abbildet, ist begreiflich.

Die Frage ist nun: welcher Art sind die Schwingungen der Randzone im Falsett? Funktioniert der Kehlkopf auch hier als Gegenschlagpfeife oder als Zungenpfeife, oder vielleicht gar als Lippenpfeife?

Eindeutige Beobachtungen hierüber liegen nicht vor, und auch ich verfüge über solche nicht. Musehold gibt, wie gesagt, bestimmt an, im Falsett schließe sich die Stimmritze nicht völlig, sie zeige nur Erweiterungen und Verengerungen in allerdings nicht unbeträchtlichem Umfange; im Gegensatz zur Bruststimme, wo der obere sichtbare Rand der Stimmlippe abgerundet ist, sieht Musehold ihn beim Falsett zugeschärft. (Vgl. Taf. II, Fig. 5 u. 4). Stoerk hat Czermaks Beobachtungsmethode am von außen her (durch die Haut) durchleuchteten Kehlkopf angewandt, bei der das Kehlkopfinnere im Laryngoskop gesehen wie in Rotglut und gleichsam durchsichtig erscheint. Bei der Falsettstimme schienen die Stimmlippen sich zu verdünnen, bis sie nur noch wie ein Flor über dem von unten durchschimmernden Lichte lagen.

---

[1]) Untersuchungen über einseitig frei schwingende Membranen, Kassel 1877.

Soweit spräche alles ja ganz deutlich für eine bandartige Verdünnung der Stimmlippen in ihren inneren Randpartien, die dann im Falsett als reguläre Membranzungen, in wohl etwas schräger Stellung gegeneinander geneigt, durchschlagend von oben nach unten zu schwingen hätten. Einer solchen Auffassung neigt Musehold zu, da er auch den Eindruck gewonnen hat, daß die Glottisränder im Falsett in der Tat auf und ab schwingen, also bei Fernrohrbeobachtung in der Mittelstellung unschärfer erscheinen als bei hoher oder tiefer Einstellung.

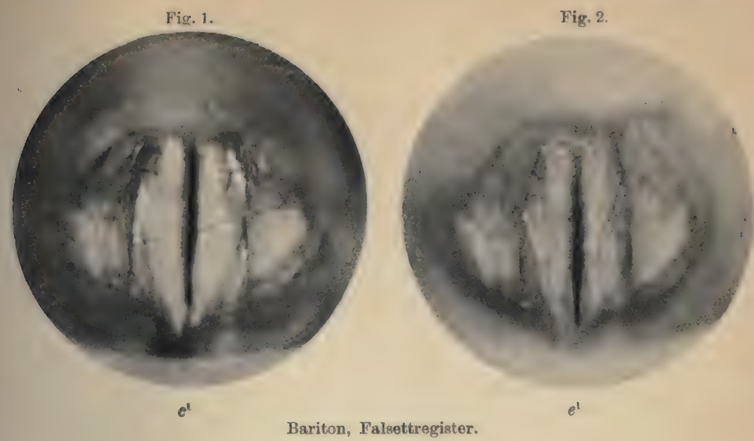
Das Bedenkliche ist dabei nur, daß Membranpfeifen der angenommenen Art beim Anblasen nicht schwingen und nicht tönen. Wollte man annehmen, daß sich die beiden Lippen ziemlich steil dachförmig aneinanderlegen, ähnlich wie in Fig. 124 b, so könnte man denken, es handle sich doch um aufschlagende Zungen. Dann müßte aber stroboskopisch voller Glottisschluß sichtbar werden. Tritt dieser also tatsächlich nicht ein, so sehe ich nicht, wie der Kehlkopf als durchschlagende oder aufschlagende Zungenpfeife funktionieren könnte, und seine Wirkungsweise bleibt einstweilen völlig ungeklärt. Die Schwingungen der Stimmlippen im Brustregister sind verständlich und auf Bekanntes zurückzuführen, freilich, wie wir sahen, nicht auf den Zungenpfeifenmechanismus, sondern auf den von Ewald im Modell veranschaulichten Polsterpfeifenmechanismus.

Daß die Stimmlippen im Falsett nach ganz anderem Prinzip schwingen sollten, will nicht recht einleuchten, da die Annahme einer Übergangsform zwischen Falsett und Brustregister im „Mittelregister" (voix mixte) zu Recht besteht und es dem geschulten Sänger möglich ist, den Übergang aus Brust- in Falsettregister nahezu unmerklich zu machen. Das macht, wie mir scheint, die Annahme unabweisbar, daß auch die beiden Schwingungsmechanismen ineinander übergehen können, also nicht von Grund aus verschieden sind: Man vermöchte sich ja vorzustellen, daß im Strohbaß die Stimmlippen dick und breit mit schwacher Spannung aneinanderliegen, beim Brustregister mehr und mehr eine Verdünnung in der Höhendimension Platz greift, vielleicht, wie Ewald meint, mit dachförmiger Neigung der Stimmlippen gegeneinander, daß schließlich beim Übergang zum Falsett die Verdünnung namentlich in den Randteilen so hochgradig wird, daß diese fast allein schwingen, ohne Beteiligung der Hauptmasse der Stimmlippen. Das wäre alles gut und auch mechanisch verständlich zu machen, wenn nicht die Beobachtung der im Falsett weiten und sich in keiner Schwingungsphase schließenden Glottis alles zunichte machte. Hier muß neue Arbeit einsetzen, der Bewegungsmodus der Stimmlippenränder muß mit der stroboskopischen Methode und mit systematischer Ausnutzung der Czermakschen Durchleuchtung noch genauer erforscht werden. Im jetzigen Stadium kann man nur sagen: non liquet.

Bei dieser Sachlage erscheint es nicht sehr lohnend, die Hypothesen zu erörtern, die man zur Erklärung der besonderen Schwingungsweise der Stimmlippen im Falsett aufgestellt hat, während wir de facto noch gar nicht wissen, wie diese Schwingungsweise beschaffen ist. Erwähnenswert ist jedoch folgendes:

Während die Randpartie der Stimmlippe im Falsett schwingt, ist der übrige Teil nicht in völliger Ruhe. Er schwingt freilich nicht so, wie Oertel es zu sehen glaubte, dazu ist die dicke Gewebsmasse ganz außerstande. Nur eine überall annähernd gleichdicke Membran kann mit solchen Knotenlinien

Fig. 1. Fig. 2.



c^1 e^1

Bariton, Falsettregister.

Fig. 3. Fig. 4.

c^1
(forte, stroboskopisch).

c^1
(piano).

Bariton, Brustregister.

Fig. 5. Fig. 6.

c^1
(stroboskopisch).
Falsettregister.

c^1
(stroboskopisch).
Brustregister.

Photographische Bilder der Stimmlippen
(nach Musehold).

(Erklärung zur Tafel siehe Rückseite.)

Erklärung zur Tafel.

Die Figuren sind nach Originalaufnahmen von Herrn Dr. Musehold reproduziert und stellen Ansichten des Kehlkopfes eines Baritonsängers dar.

In den Figuren 1, 2 und 4 ist der Kehlkopf während des Phonierens in gewöhnlicher Weise photographiert dargestellt, die Figuren 3, 5 und 6 sind auf stroboskopisch-photographischem Wege gewonnen. Bei Fig. 3 und 6 wurde Bruststimme gebildet, die Fig. 3 verfolgte die Aufnahme in der Verschlußphase, bei Fig. 6 in der Phase weitester Öffnung der Stimmritze. Fig. 5 zeigt die Stimmlippen beim Falsett in der Phase weiter Öffnung.

schwingen. Für die Stimmlippe ist die entsprechende Annahme ein physikalisches Unding. Musehold sah auf der Fläche des nichtschwingenden Teiles eine unregelmäßige Bewegung, die er auf Runzelung der Schleimhaut zurückführt. Auch ich habe Ähnliches gesehen, habe aber mehr den Eindruck eines unruhigen Wogens in der gespannten Muskulatur gehabt. Jedenfalls sind es keine eigentlichen Schwingungsvorgänge. Réthi hat eine von der eben erwähnten verschiedene Erscheinung bemerkt, die wichtig zu sein scheint. Er beschreibt sie folgendermaßen: „Wenn man den lebenden Kehlkopf den Ton der Sirene möglichst genau singen läßt, so sieht man den freien Rand des Stimmbandes nach aufwärts schwingen, dann rückt die Schärfe dieses Randes aber als eine Kante nach außen, während der freie Rand wieder abwärts geht, und diese Kante läuft, indem sie allmählich verstreicht, eine kurze Strecke weit lateralwärts ab. Oft sieht man schon die zweite Kante unterwegs, bevor die erste abgelaufen ist." Bei der Bruststimme war von solchen Wellen nie etwas zu bemerken.

An schwingenden Gummimembranen habe ich bei stroboskopischer Betrachtung seitlich ablaufende Wellen oft gesehen. Das Wesentliche aber an Réthis Beobachtung liegt darin, daß die stark schwingende Randpartie — nur auf diese beschränkt sich offenbar die seitlich ablaufende Welle — nicht einfach auf und nieder schwingen kann, sondern daß sie ihre Gestalt, ihren Querschnitt ändert und überhaupt nicht bandförmig flach ihre Schwingungen ausführt, vielmehr eine merklich prismatische Gestalt auch im Falsett behält. Die Réthische Beobachtung widerstreitet der Museholdschen nicht, da Réthis Kantenverschiebung wenigstens größtenteils in der inneren Stimmlippenpartie abläuft, die Musehold außer in den Umkehrpunkten der Schwingung etwas verschwommen sah. Die Konstruktion seiner stroboskopischen Scheiben mit ihrem Verhältnis von Schlitz zu Intervall wie 1 : 2 oder 1 : 3 reichte wohl aus, um die Stimmlippen in ihren relativen Ruhelagen bei den Umkehrpunkten der Schwingung scharf zu sehen und zu photographieren, nicht aber für die Stadien größter Bewegungsgeschwindigkeit.

Weiterführung ähnlicher Beobachtungen dürfte sehr aussichtsreich sein.

Réthi hat an toten Kehlköpfen in interessanter Weise die Entstehung des Falsetts erzwungen, indem er sagittal durch die Stimmlippen an der Stelle, wo die stark schwingende in die relativ ruhende übergeht, Nadeln parallel dem Glottisrande durchstach oder Fäden durchzog, die gespannt werden konnten. Es ist sehr leicht möglich, daß in vivo ein ähnlicher Vorgang sich abspielt, eine Absteifung der Stimmlippe in der erwähnten Linie. Es ist aber auch möglich, daß hier nur eine äußerliche und darum irreführende Ähnlichkeit vorliegt und in Wirklichkeit das Falsett, der üblichen Annahme entsprechend, durch Veränderung des Querschnittes der Stimmlippe, Vorschiebung einer schmalen plötzlich sich verdünnenden Lippe erzeugt wird, oder endlich durch diesen und den von Réthi angenommenen Vorgang gleichzeitig.

Auf die von Réthi, Katzenstein und vielen anderen geäußerten Hypothesen über das relative Maß von Beteiligung der einzelnen Muskeln und Muskelpartien an der Stimmlippenspannung bei Brust- und Falsettregister näher einzugehen, scheint mir nicht ratsam, da diese Hypothesen doch noch einigermaßen in der Luft schweben, solange wir über den eigentlichen Schwingungsvorgang noch so sehr im unklaren sind.

Über das sogenannte Mittelregister liegt die Angabe von Réthi vor, daß bei ihm die Stimmlippen in größerer Ausdehnung schwingen als beim Falsett, also hierin Ähnlichkeit mit der Bruststimme besteht, während andererseits Mittel- und Falsettregister das Ablaufen der Réthischen Welle gemeinsam haben.

Über die Schwingungsformen im Strohbaßregister sind mir keine Beobachtungen bekannt. Hypothetisches ist bei Merkel zu finden.

Über die Beteiligung der einzelnen Register an der Gesamtheit der für eine Stimme verfügbaren Töne vgl. unten S. 748.

6. Toneinsatz und Tonansatz.

Unter „Toneinsatz" versteht man die Art, wie man einen Stimmlaut beginnen läßt, also eine den Sprach- und Gesangslehrer mehr als den Physiologen interessierende Frage. Man pflegt drei Arten zu unterscheiden:

1. Gehauchter Stimmeinsatz. Die Stimmritze schließt sich erst zur Stimmbildung, nachdem schon die Exspiration begonnen und mehr oder weniger lange gedauert hat. Dadurch entsteht ein mehr oder weniger deutliches H vor dem Stimmklang (Vokal oder Halbvokal, z. B.: Ha, Ho, Ha͡n, Hm, Hl).

2. Scharfer Stimmeinsatz. Die Stimmritze schließt sich vor Beginn der Phonation völlig, und in dem Moment, wo die Bildung eines bestimmten Lautes erstrebt wird, sind die Spannungen und Stellungen der einzelnen Stimmwerkzeuge schon so gewählt, daß bei der halb aktiven, halb passiven Unterbrechung des Verschlusses sogleich der gewünschte Laut erklingt. Dabei entsteht ein Knall („Glottisschlag"), der so leise sein kann, daß er nur bei sorgfältigster Beobachtung erkannt wird, der aber auch sehr deutlich sein und dann zuweilen von einem ganz flüchtigen Reibegeräusch gefolgt sein kann, das den Stimmklang einen Moment begleitet. Die Stärke des Knalles oder die Schärfe ist individuell und je nach Umständen sehr verschieden. Beim Gesang ist der scharfe Einsatz verpönt, weil er auf die Dauer die Stimmbänder schädigt.

3. Der leise oder allmähliche Stimmeinsatz ist der beim Gesang erwünschte; er ist vielen Menschen von Hause aus eigen, muß dagegen von anderen mühsam erlernt werden. Er wird (z. B. von H. Gutzmann [1]) so definiert, daß sich die Stimmlippen bis zu der für das Tönen nötigen Enge nähern, aber ohne sich vorher zu schließen. Es liegt auf der Hand, daß dies ein in aller Strenge nicht erfüllbares Desiderat ist, da entweder ein unmerkbar kurzes Hauchen vorausgehen oder ein unmerkbar weicher Durchbruch der schon geschlossenen Stimmritze eintreten muß. Es liegt also streng genommen immer ein Einsatz nach 1. oder 2. vor, der eben praktisch als etwas Besonderes imponiert.

Barth [2]) hebt das Ökonomische des leisen Einsatzes hervor, indem er sagt, daß sich die Stimmlippen nur gerade mit der für den beabsichtigten Ton erforder-

[1]) Stimmbildung und Stimmpflege. Gemeinverständliche Vorlesungen. Wiesbaden (Bergmann) 1906. (Ein zur Einführung in die Stimmphysiologie und Stimmhygiene sehr empfehlenswertes Werkchen.) — [2]) Zur Lehre vom Tonansatz. Arch. f. Laryng. **16**, 3. Bezüglich Tonansatz vgl. auch: Hellat, Von der Stellung des Kehlkopfes beim Singen, ebenda **8**; Spiess, Richtige Stimmbildung usw., ebenda **11**; Bukofzer, Hygiene des Tonansatzes, ebenda **15**: Flatau u. Gutzmann, Neue Versuche zur Physiol. d. Gesanges, ebenda **16**.

lichen Energie schließen, so daß weder durch zu festen Stimmritzenschluß noch durch den hauchenden Anlaut Energie oder Atem verschwendet wird.

„Tonansatz“ ist ebenfalls ein dem Gesangs- und Sprachpädagogen geläufiger Begriff, auf den Barth neuerdings die Aufmerksamkeit der medizinischen Fachmänner gelenkt hat.

Beim gewöhnlichen Sprechen und beim Singen der meisten ungeschulten, sogenannten „Natursänger“ werden nicht die für Erzielung eines kräftigen weit tönenden Schalles günstigsten Stellungen der Stimmwerkzeuge verwertet, es läßt sich vielmehr hierbei durch Schulung ein vorteilhafteres Arbeiten erzielen. Als vorteilhaft gilt bei den Gesangslehrern eine Konfiguration der Mundteile, durch welche die Schallwellen vom harten Gaumen aus nach außen reflektiert werden. Dem liegt die (durch Tatsachen freilich noch nicht belegte) Annahme zugrunde, der weiche Gaumen sei zu solcher Reflexion nicht geeignet.

Es wird selbst in Schriften laryngologisch erfahrener Autoren hierbei meist von „Resonanz“ des Gaumens geredet, während tatsächlich sinngemäß nur die Schallreflexion gemeint sein kann. Resonanz spricht hier gar nicht mit.

Wichtiger wohl als diese Frage ist die Erforschung der Raumverhältnisse im supralaryngealen Raum, also der Grad von Durchgangsfreiheit für die Schallwellen vom Kehlkopf bis zum Mundhöhlendach. Von besonderer Bedeutung ist hier offenbar die Höhenstellung des Kehlkopfes, sowie seine Stellung zur Vertikalen.

Barth (l. c.) hat durch graphische Registrierung dieser Stellungen nachgewiesen, daß bei Natursängern, der üblichen Angabe und auch dem Resultat Hellats (l. c.) entsprechend, der Kehlkopf mit steigender Tonhöhe gehoben, mit sinkender gesenkt wird, während bei geschulten Sängern und Sängerinnen meistens die umgekehrte Bewegung, bei hohen Tönen also Tiefstand eintritt. Mit dem Tiefertreten des Kehlkopfes ist ein deutliches Vorwärtsdrängen verbunden. Ich kann die Barthschen Angaben nach Beobachtung an einigen Sängerinnen bestätigen, doch berichten mir andere Beobachter von gegenteiligen Ergebnissen, es scheinen also individuelle Unterschiede vorzukommen. Hellats Angabe, wonach bei Geübten der Kehlkopf überhaupt im Tiefstand verharre, ist jedenfalls auch nicht für alle Fälle zutreffend.

Bei der Senkung des Kehlkopfes erreicht der untere Schildknorpelrand den oberen Rand des Brustbeines. Der tiefer und vorwärts tretende Schildknorpel zieht das Zungenbein mitsamt dem Kehldeckel mit herab und vorwärts. Das Ansatzrohr wird damit in der Länge und Weite vergrößert. Der Kehldeckelwulst ist verstrichen, der Morgagnische Ventrikel entfaltet, so daß die Schallwellen frei nach oben strömen können und laryngoskopisch die Stimmbänder leicht sichtbar werden. Umgekehrt wird beim Hochsteigen des Kehlkopfes dieser an das Zungenbein herangezogen, der Kehldeckelwulst wölbt sich stark an. Infolgedessen ist der Einblick in den Kehlkopf sehr beschränkt, der Austritt der Schallwellen gehemmt.

Der für vollen Stimmklang günstige und beim Kunstgesang bevorzugte Tiefstand des Kehlkopfes wird in gleicher Weise beim Gähnen erreicht. Auch der Nichtsänger überzeugt sich leicht davon, daß bei Gähnstellung die Erzeugung voller Töne begünstigt ist. Welchen Zweck das Tiefertreten des Kehlkopfes gerade beim Steigen der Tonhöhe hat, bleibt zunächst unerklärt.

7. Sprechstimme und Singstimme.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen Sprech- und Singstimme existiert nicht, sie gehen vielmehr ohne scharfe Grenze ineinander über. Nur werden beim Singen gewisse Eigenschaften der auch zum Sprechen verwendeten Klänge besonders begünstigt; der Weg für die Schallwellen wird im allgemeinen möglichst frei gemacht (s. o. S. 745). Es gibt aber auch Sprechstimmen, bei denen der Schallaustritt außerordentlich günstig ist und die deshalb „klangvoll, sonor“ erscheinen und eine große Tragweite haben.

Am deutlichsten unterscheiden sich Sing- und Sprechstimme in der Behandlung der Vokalklänge. In der Sprache wird der Grundton zugunsten der für den einzelnen Vokal charakteristischen Mundtöne (Formanten) so stark zurückgedrängt, daß man ihn überhaupt nicht oder nur in schwacher Andeutung heraushören kann. Beim Gesang dagegen muß der Grundton deutlich hervortreten, und es ist eine besondere Kunst des Sängers, diese Forderung mit der Wahrung des eigentlichen Vokalcharakters zu vereinigen, was namentlich bei den höchsten und tiefsten Tönen der menschlichen Stimme schwierig, ja schließlich unmöglich wird. In gewissen Gesangsformen, im sogenannten Secco-Recitativ, wird übrigens der Vokalcharakter und außerdem der Konsonantenklang so stark markiert, daß eine bedeutende Annäherung an den Sprechklang erzielt wird.

Mit den Beziehungen zwischen Sprech- und Singstimme hängt die Tatsache nur äußerlich zusammen, daß beim regulären Gesang die Tonhöhen verschiedener Laute sich stets um bestimmte, physikalisch definierte Intervalle unterscheiden müssen, während die Intervalle bei der Sprache ganz regellose sind. Ein ebenfalls ganz äußerlicher Unterschied, der zuweilen hervorgehoben wird, ist es, daß in der Sprechstimme fast auf jedem ausgehaltenen Klang (Vokal) die Tonhöhe wechselt, während beim Gesang besonders häufig für jeden tönenden Laut eine bestimmte Tonhöhe festgelegt ist. Die Regel ist das aber bekanntlich keineswegs.

Über die Höhenlage der Sing- und Sprechstimme siehe unten S. 747.

8. Der Umfang der Stimme.

Der Bereich der Töne, die das Individuum singend hervorbringen kann, pflegt ungefähr zwei Oktaven zu umfassen. Bei nicht besonders stimmbegabten oder geübten Personen sind die höchsten und tiefsten Töne dieses Bereichs nur unvollkommen zu erzeugen. Andererseits kann durch Übung und Umfang noch etwas gesteigert werden. Einzelne Sängerinnen (Catalani) hatten bis zu dreieinhalb Oktaven Stimmumfang, drei Oktaven findet man häufiger. Bei Kindern ist der Umfang der Singstimme beträchtlich kleiner, im sechsten Jahre höchstens eine Oktave, dann allmählich steigend (Paulsen [1]).

Die Tonlage der am leichtesten erzeugbaren Töne sinkt ziemlich schnell. Nach Garbini [2]) liegen die ersten Schreie und das Schreien in den ersten zwei Monaten zwischen f^2 und f^3, dann vom zweiten bis achten Monat zwischen c^2 und c^3. Derselbe Autor gibt für das Alter von drei bis fünf Jahren den Stimmumfang zu a bis d^2 an.

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 407. — [2]) Memorie dell' Accad. d'Agricolt., Arti e Commercio di Verona **68**, 3, 1892.

Für die eigentliche Singstimme ist letztere Angabe offenbar nicht gemeint, denn deren Umfang ist weit kleiner. Auch die Angaben für die erste Zeit erscheinen mir zu hoch. Die phonographischen Feststellungen von Flatau und Gutzmann[1]), nach denen die Säuglinge anfangs besonders häufig um a^1 bis h^1 schreien, finde ich richtiger. Töne von a^1 bis a^2 kamen im ganzen vor, nur eine Ausnahme mit dem Umfang h bis a^3 kam zur Beobachtung (sechstägiges Mädchen).

Paulsen (l. c.) fand bei sechsjährigen Knaben den Stimmumfang meistens zwischen d^1 und a^1, seltener nach unten bis c^1, nach oben bis c^2 gehend. Bei meinem jetzt vierjährigen Knaben liegt die Singstimme zwischen d^1 und h^1. Weitere Angaben sind bei Vierordt[2]), Paulsen (l. c.) und Gutzmann[3]) zu finden.

Bei Erwachsenen ist der verfügbare Umfang in seiner absoluten Höhenlage sehr wechselnd. Für die gebräuchlichen Bezeichnungen Baß, Tenor, Alt und Sopran gibt die beistehende Tabelle den beziehungsweisen Umfang an:

	Nach Marx[4])	Nach J. Müller[5])	Schwingungszahlen nach J. Müller
Baß	$F-e^1$	$E-f^1$	80 — 341
Tenor	$c-h^1$	$c-c^2$	128 — 512
Alt	$g-d^2$	$f-f^2$	170 — 683
Sopran	$c-b^2$	c^1-c^3	256 — 1024

Nach Müller sind demnach die Töne c^1-f^1 für alle Stimmen gemeinsam. Über c^3 hinaus reicht die Stimme nicht weniger Soprane. In der „Zauberflöte" singt die „Königin der Nacht" bis f^3; A. Patti erreichte g^3 mit 1536, andere erreichten sogar c^4 und e^4 (2560 Schwingungen).

Der verschiedenen Höhenlage der Stimme entspricht verschiedene Größe des Kehlkopfes, vor allem verschiedene Stimmbandlänge. Diese beim Manne verhält sich zu der beim Weibe etwa wie 3 : 2 (J. Müller[5]). Die Länge des nicht gedehnten Stimmbandes beträgt nach Müller 18,25 mm beim Manne, 12,6 mm beim Weibe. Um die Pubertätszeit wächst der männliche Kehlkopf sehr schnell, der weibliche ebenfalls beschleunigt, doch lange nicht so sehr wie der männliche.

Die männliche Sprechstimme bewegt sich nach Gutzmann (l. c.) etwa zwischen A und d, die weibliche und kindliche im allgemeinen eine Oktave höher. Die individuellen Unterschiede sind aber hier sehr groß. Die meisten Menschen sprechen bei öffentlichem Vortrag in höherer Tonlage als beim gewöhnlichen Sprechen. Ein weiterer Unterschied soll nach Billroth[6]) darin liegen, daß man beim gewöhnlichen Sprechen in Moll spreche, mit Bevorzugung der kleinen Terz, beim öffentlichen Vortrag dagegen sogleich zu Dur und zur großen Terz übergehe.

[1]) Arch. f. Laryng. 18 (1906). — [2]) Physiologie des Kindesalters. Tübingen (Laupp) 1881, S. 449 ff. — [3]) Stimmbildung und Stimmpflege. Wiesbaden (Bergmann) 1906, S. 75 ff. — [4]) Die Lehre v. d. musik. Komposition, 1. Teil, 5. Aufl., 1858. — [5]) Handbuch der Physiologie 2 (1), 200, 1837. — [6]) Zit. nach Gutzmann.

Die Verteilung der Register auf den gesamten verfügbaren Umfang gibt Rossbach [1]) folgendermaßen an:

Für den Mann:		Für das Weib:	
Stroh- und Kehlbaß	$E_1 — E$	Bruststimme	$d — a^1$
Bruststimme	$E — e^1$	Falsett	$c^1 — e^3$
Falsett	$e — e^2$		

9. Die Genauigkeit der menschlichen Stimme.

Klünder [2]) [3]) bestimmte unter Hensens Leitung die Genauigkeit, mit der die Singstimme eine bestimmte Tonhöhe festzuhalten vermag, und zwar sowohl mittels Auszählen von Schwebungen zwischen einem festgegebenen und einem nachgesungenen Ton [2]), wie auch bei graphischer Registrierung beider Töne [3]). Zu gleichem Zweck ließ Hensen [4]) das Bild einer durch die Stimme zum Oszillieren gebrachten Königschen Flamme durch eine Stimmgabel horizontal auseinanderziehen, wobei die Gestalt des Flammenbildes bei vollkommener Konstanz der Tonhöhe von Stimmgabel und Singstimme konstant bleibt, bei Differenzen in der Schwingungszahl aber gesetzmäßige Veränderungen zeigt. Hensen hat das Verfahren nur dazu verwendet, um zu zeigen, daß kein Sänger imstande ist, die gegebene Tonhöhe längere Zeit festzuhalten. Das graphische Verfahren Klünders ermöglicht zahlenmäßige Angaben über die Genauigkeit der Tonhaltung. Klünder selbst, mit geübtem Gehör begabt, aber kein Sänger, machte folgende Schwankungen (Dauer des ausgehaltenen Tones wurde nicht angegeben):

Für den Ton	Schwankung in Bruchteilen einer Schwingung	In Prozenten der Schwingungszahl
G (96 Schwingungen) . . .	± 0,3281	± 0,342
c (128 „) . . .	0,4703	0,364
g (192 „) . . .	0,6195	0,323
c^1 (256 „) . . .	0,5870	0,230

Dabei kombinieren sich natürlich die Fehler, die das Ohr in der Tonhöhenbeurteilung und der Kehlkopf in der Tonregulierung macht. Da die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen nur um ein geringes feiner ist, als dem Betrag dieser Schwankungen entspricht [5]), muß die Genauigkeit der Einstellung der Tonhöhe im Kehlkopf als überraschend groß bezeichnet werden, um so mehr, da ein besonders geschulter Gesangskünstler die von Klünder erreichte Genauigkeit noch übertreffen dürfte.

Neuerdings hat Grützner [6]) eine Vorrichtung beschrieben, die ähnlich der Hensenschen die Genauigkeit der Übereinstimmung zwischen Stimmgabel- und

---

[1]) Physiol. u. Path. d. menschl. Stimme. Würzburg 1869. — [2]) Ein Versuch, die Fehler zu bestimmen, welche der Kehlkopf beim Halten eines Tones macht. Inaug.-Diss. Marburg 1872. — [3]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, S. 119. — [4]) Ebenda S. 155. — [5]) Vgl. dieses Handbuch 3, 483 ff. — [6]) Über die Genauigkeit d. menschl. Stimme, „Die Stimme, Zentralbl. f. Stimm- und Tonbildung usw.“ 1907.

Stimmton veranschaulichen läßt, zu systematischen Messungen aber nicht benutzt zu sein scheint. Der Apparat ist dem Samojloffschen[1]) ähnlich. Daß Tonhöhenunterschiede, um für das Ohr merklich zu sein, mehrere Prozent betragen müßten, wie es bei Grützner heißt, ist etwas hoch gegriffen.

Auch bei successivem Erklingen des angegebenen und des gesungenen Tones, ja selbst bei freiem Einsatz eines verlangten Tones ist die Genauigkeit erstaunlich groß; sichere Angaben darüber kenne ich allerdings nicht.

In der freien Einstellung auf bestimmte Tonhöhe liegt eine Besonderheit der Kehlkopfmuskulatur, die von keiner anderen Muskelgruppe des Körpers, einschließlich Augenmuskeln, auch nur annähernd erreicht wird. Dabei wäre es durchaus unrichtig zu behaupten, daß ein feines Muskelgefühl der Kehlkopfmuskulatur dafür die Vorbedingung gäbe. Man hat von Hause aus kein Gefühl und kein Bewußtsein der verschiedenen Stellungen des Kehlkopfes und seiner Teile zueinander, wie bei den für das Auge direkt sichtbaren Extremitäten. Dagegen ist sich der geübte Sänger dessen bewußt, auf welche Tonhöhe der Kehlkopf eingestellt ist, schon ehe der Ton erklingt. Die Korrektur des schon erklingenden Tones unter Kontrolle des Ohres darf ja nur minimale Beträge erreichen. Es ist übrigens nicht unwahrscheinlich, daß man durch jahrelange autolaryngoskopische Übung die Bewegungs- und Lageempfindungen des Kehlkopfgebietes so auszunutzen lernte wie etwa diejenige der Hände. Auch die Erlernung atypischer, z. B. einseitiger Stimmbandbewegungen auf diese Weise scheint möglich zu sein (vgl. oben S. 720).

Besonders erschwert ist das Halten einer bestimmten Tonhöhe bei Tönen, deren Stärke man erheblich an- oder abschwellen lassen will. Alle Membranpfeifen gehen mit zunehmender Windstärke mit dem Ton in die Höhe, und es ist nicht anzunehmen, daß bei Gegenschlagpfeifen die Sache anders liegt, zumal auch beim Gesang die Verschiebung in gleichem Sinne einzutreten pflegt. Schutz gegen solche unbeabsichtigte Tonhöhenschwankungen, wie auch gegen das sogenannte Detonieren bei einer längeren Tonfolge ist übrigens nicht nur in der Übung der Kehlkopfmuskulatur gegeben, sondern ein ganz besonders wirksamer Schutz liegt im Besitz des sogenannten absoluten Gehörs[2]).

10. Der zur Stimmerzeugung nötige Druck.

Die zum Anblasen des Kehlkopfes nötigen Druckwerte sind wiederholt bestimmt worden. Am toten Kehlkopf sind die Werte weit niedriger als am lebenden. An jenem fand sie J. Müller[3]) bei tiefen Tönen zwischen 13 und 26 mm Wasser, bei hohen Tönen zwischen 80 und 135 mm, je nach der Stärke des Tones. Am lebenden Menschen mit Luftröhrenfistel beobachtete Cagniard-Latour[4]) bei mittleren Tönen 160 mm, bei höheren 200 mm, bei lautem Rufen bis 945 mm Wasser. Ähnlich sind die Ergebnisse Grützners (Hermanns Handb. **1**, 2, 64), der beim Singen des Tones c^1 im Mittel 150 mm,

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **78** (1899), vgl. unten S. 777. — [2]) Bei einem $3^1/_2$-jährigen Knaben, der sonst keine Zeichen musikalischer Begabung gab, konnte ich zu meiner Überraschung konstatieren, daß er das a^1 einer Stimmgabel ohne jede Einübung nicht nur recht rein nachsang, sondern auch nach mehreren (bis zu fünf) Minuten es sicher wiederfand. Nach solchen Pausen kamen im Einsatz allerdings Fehler bis zu einem halben Ton vor, die aber schnell nach dem akustischen Erinnerungsbild korrigiert wurden. Mutter und Großvater des Kindes besitzen sogenanntes absolutes Gehör. — [3]) Über d. Kompensation d. physischen Kräfte am menschl. Stimmapparat, Berlin 1839, u. Handb. d. Physiol. 2. — [4]) Ann. scienc. nat. 1837, (2) **7**, 180; **8**, 319.

bei f^1 190 mm Wasserdruck fand. Der höchste erzielte Druck bei hohen starken Tönen betrug 30 mm Hg. Als der Kehlkopf durch krankhafte Prozesse geschädigt war, kamen nur viel niedrigere Druckwerte vor.

11. Die Luftbewegung im Munde bei der Stimmbildung.

Die Luftströmung in und vor dem Munde beim Phonieren und Flüstern ist von verschiedenen Autoren gemessen worden. Lucae[1]) hat zu diesem Zwecke (hauptsächlich für die Bedürfnisse der otiatrischen Praxis) zwei als Phonometer bezeichnete Apparate konstruiert, die den Anemometern der Meteorologie ähnlich sind; der Luftstrom lenkt ein pendelnd aufgehängtes Glasplättchen um einen meßbaren Winkel aus seiner Ruhelage ab. Weitere Untersuchungen sind von Reuter[2]), Gellé[3]) und Zwaardemaker[4]) veröffentlicht worden. Zwaardemaker verwendete verschiedene einander kontrollierende Methoden, Pitotsche Röhren, sein Aerodromometer und die kleine akustische Torsionswage von Dvořák. Die Ausströmungsgeschwindigkeit der Luft bei ruhiger Exspiration ist beträchtlich größer, als bei einem gesungenen Ton, nach Angabe von Zwaardemaker (l. c.) in einem gegebenen Fall 11 mal größer. Derselbe Autor teilt Messungen des Luftverbrauches beim Singen mit; dieser stellte sich bei einer Sängerin auf 23 ccm pro Sekunde für ein getragenes Lied, auf 50 ccm bei Staccato. Unter der Annahme eines Trachealdruckes von 14 cbm H_2O berechnet Zwaardemaker hieraus einen Energieaufwand pro Sekunde von $0{,}45 \cdot 10^6$ Erg für das getragene Lied, von $0{,}98 \cdot 10^6$ Erg für das Staccato.

Anders müssen die Verhältnisse werden, wenn der herrschende Druck um nennenswerte Beträge von dem gewöhnlichen Atmosphärendruck abweicht. Auch hierüber liegen einige Beobachtungen vor, die allerdings hauptsächlich die akustischen Verhältnisse berücksichtigen.

Beim Aufenthalt in verdichteter Luft ändert sich der Stimmklang, wie Heller, Mager und v. Schrötter[5]) feststellten, die in Caissons bei einem Überdruck bis zu 3,6 Atmosphären beobachteten. Die Stimme bekommt einen näselnden oder metallischen Beiklang. Bei leisem Sprechen und Flüstern merkt man davon nichts. Schon mäßiger Überdruck (0,5 Atm.) ändert die Stimme etwas. Vielfach beobachtet ist die Erschwerung des Pfeifens in Druckluft.

Die Beobachtungen der genannten Autoren machen es wahrscheinlich, daß der Einfluß der Druckluft auf die Ohren für jene Klangveränderungen ohne oder jedenfalls von geringer Bedeutung sind; als rein subjektiv können sie keinesfalls aufgefaßt werden. Loewi[6]) zeigte, daß auch Lippen- und Zungenpfeifen im pneumatischen Kabinet schlecht ansprechen und um so höheren Überdruck verlangen, je größer der absolute Druck ist. Zum Mundpfeifen müssen die Lippen anders als im gewöhnlichen Atmosphärendruck eingestellt werden.

---

[1]) Zur Prüfung des Sprachgehöres. Arch. f. Ohrenheilk. **64**, 155, 1905. — [2]) Zeitschr. f. Ohrenheilk. **47**, 91, 1904 und Onderz. Physiol. Laborat., Utrecht (5) **5**, 239, 1904. — [3]) Zitiert nach Chauveau, Le Pharynx, Paris 1901, p. 355. — [4]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, Suppl. 417; 1904, Suppl. 243; 1906, 433. — [5]) Beobachtungen über physiologische Veränderungen der Stimme und des Gehörs bei Änderungen des Luftdruckes. Sitz.-Ber. k. Akad. Wien, math.-nat. Kl. **106**, III, 5, 1897. — [6]) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Suppl. 555.

12. Das Flüstern.

Bei der sogenannten Flüsterstimme wird im Kehlkopf kein Klang erzeugt, sondern nur ein hauchendes oder reibendes Geräusch, das durch Verengerung der Stimmritze und dadurch bewirkte Wirbel in der Exspirationsluft erzeugt wird. Nach Czermak [1]) werden die Stimmfortsätze stark adduziert, so daß die Glottis in der Mitte am engsten ist. Bei manchen Formen des Flüsterns sollen auch die Stimmlippen in der Hauptsache aneinanderliegen, und nur die dreieckige *Glottis intercartilaginea* offen sein.

Das Flüstergeräusch läßt keine bestimmte Tonhöhe erkennen, dagegen sehr deutlich bestimmten Vokalcharakter je nach der Gestalt des Ansatzrohres. Flüstert man nacheinander *A* und *I*, so unterscheidet der Hörer leicht die Vokale, erkennt auch, daß der *I*-Klang weit höher ist als der *A*-Klang. Auf einen bestimmten geflüsterten Vokal kann man aber keine Melodie singen.

Wer in dieser Weise flüsternd zu singen versucht, glaubt meist ganz deutlich eine geflüsterte Melodie hervorzubringen, weil er entsprechend dem beabsichtigten Tonhöhenwechsel die Stimmbandspannung ändert und sich damit die Vorstellung veränderter Tonhöhe verknüpft. Der Zuhörer hört aber nur immer dasselbe Geräusch und kann die Melodie höchstens aus dem Rhythmus erraten.

Das Reibegeräusch im Kehlkopf läßt sich auch ersetzen durch ein an anderer Stelle im Munde erzeugtes, z. B. durch Einblasen von Luft mittels eines durch die Nase in den Rachen geführten Katheters (Deleau [2]). Auch durch die Mundöffnung kann das Einblasen erfolgen. Entsprechende Mundstellung läßt dann deutlich bestimmte Vokale erkennen.

13. Einige besondere Stimmarten.

Wegen der Entstehungsweise der heiseren, rauhen, belegten Stimmklänge muß auf die pathologischen Werke verwiesen werden. Die akustische Analyse dieser Klangarten fehlt noch gänzlich. Auch für den nasalen Stimmklang gilt letzteres, doch sind hier wenigstens bezüglich der Ursachen für die Entstehung des besonderen Klanges allerlei Ermittelungen gemacht worden.

Bei dem Bilden eines reinen Vokalklanges schwingt die Luft der Nasenhöhle nur insofern mit, als ihr von den schwingenden Kopfknochen Erschütterungen mitgeteilt werden. Daß für den Charakter des Klanges dieses Mitschwingen irgendwelche Bedeutung habe, ist nicht nachgewiesen. Wäre es der Fall, so würde das Öffnen und Schließen der Nasenlöcher nicht so ganz einflußlos sein können, wie es tatsächlich ist. Von merklichem Einfluß ist dagegen die Öffnung und Schließung der Nasenlöcher bei den „nasalierten Vokalen“ *an, on* usw. Zwar lassen sich diese sowohl bei offener wie zugehaltener Nase erzeugen, doch ist der Klang etwas verschieden. Die zuhaltenden Finger fühlen übrigens ein leichtes Schwingen der Nasenflügel. Offenstehen der Verbindung zwischen Rachen- und Nasenhöhle, also Senkung des Gaumensegels, ist für die Entstehung dieser Klänge unerläßlich. Vergrößerung und Formveränderung des Ansatzrohres ist es, was durch die Senkung des weichen Gaumens eintritt. Austritt der Luft durch die Nase ist für die nasalierten Vokale wie gesagt nicht notwendig.

---

[1]) Der Kehlkopfspiegel. Leipzig 1863, S. 85. — [2]) Mém. Acad. scienc. 26 juin 1830, publiée 1838 (zit. nach Grützner).

Wohl aber ist dies der Fall bei den sogenannten Resonanten *M*, *N*, *Ng*, bei denen die sogenannte Exspirationsluft durch die Nase entweicht. Bei diesen Lauten schwingt die Luft im Rachen- und Nasenraum, bei *N* noch die der hintersten Mundhöhlenpartie, bei *M* die gesamte in der vorn geschlossenen Mundhöhle enthaltene Luft mit. Die Nasenflügel schwingen deutlich.

Versucht man bei geschlossenen Lippen und zugehaltener Nase einen Stimmton (*M*) zu erzeugen, so entsteht ein „Blählaut" (Purkinje), der wegen des großen komprimierbaren Luftquantums länger aushaltbar ist als die Blählaute bei gehobenem Gaumensegel.

Die Resonantenklänge bezeichnen wir übrigens nicht als nasal oder näselnd. Zur Erzeugung dieses Eindrucks muß vielmehr auch die geöffnete Mundhöhle mit als Resonator dienen.

Das eigentliche „Näseln" oder „durch die Nase Sprechen" kann auf mehrere verschiedene Arten zustande kommen, und Kliniker unterscheiden daher auch mehrere Abarten desselben. Die häufigsten Ursachen sind unvollkommener Gaumenschluß (Gaumendefekt) und Verengerung der Nasenhöhle durch Polypen, Muschelhypertrophie u. dgl. Einige Einzelheiten, sowie ältere Literatur vergleiche bei Grützner. Ich gehe auf das Näseln nicht näher ein, weil über seine Entstehung bis jetzt nichts abschließendes bekannt ist; Saenger[1]) hat ermittelt, daß die Resonanz der eigentlichen Nasenhöhle dabei keine Rolle spielt. Von Helmholtz (Tonempfindungen, S. 192) wird angegeben, daß der näselnde Klang der zweizüngigen Blasinstrumente (Oboe usw.) durch Vorwiegen zahlreicher ungeradzahliger Obertöne bedingt sei. Bei wenigen nur ungeradzahligen Obertönen wird der Ton „hohl" (tiefe Fagottöne). Ob Ähnliches auch für die näselnden und nasalen Töne der Stimme gilt, ist nicht bekannt.

Das sogenannte Bauchreden bezweckt eine Täuschung des Zuhörers über die Herkunft der Stimme. Wie J. Müller treffend bemerkt, spielen dabei Täuschungen anderer Art als eigentliche Gehörstäuschungen stark mit. Eine phonetisch interessante Besonderheit hat die Bauchrednerstimme nicht. Daß sie inspiratorisch sei, wie früher geglaubt wurde[2]), trifft nicht zu (J. Müller). Die Stimme wird meist hoch und im Falsettregister verwendet, unter möglichst wenig merklichen Mundbewegungen. Müller[3]), der selbst die Kunst des Bauchredens beherrschte, inspirierte vorher tief und exspirierte bei tiefstehendem Zwerchfell rein durch Brustatmung und anscheinend mit geringem Luftverbrauch. Über die Stellung des Kehlkopfes sind die Angaben verschieden. Grützner[4]) gibt extremen Hochstand an, Flatau[4]) und Gutzmann[5]) dagegen mittleren oder tiefen Stand. Offenbar kann die beabsichtigte Wirkung auf recht verschiedene Weise erzeugt werden.

14. Das Pfeifen.

Außer durch Luftstöße nach dem Sirenenprinzip kann auch noch auf andere Weise an verschiedenen Stellen des Stimmkanals ein musikalischer

---

[1]) Arch f. d. ges. Physiol. 63, 66. — [2]) Ammann, Dissert. de loquela, 1700; Haller, Physiologie; Segond, Arch. gén. de méd. 17 (1848; zit. nach Grützner). — [3]) Handb. d. Physiol. 2, 240. — [4]) Op. cit., S. 130. — [5]) Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilk. 1893, S. 11.

Klang erzeugt werden, nämlich nach dem Prinzip der Labial- oder Flötenpfeifen, bei denen eine eingeschlossene Luftmasse ohne Vermittelung einer Zunge in Schwingungen gebracht wird. Am leichtesten und am kräftigsten geschieht das unter bedeutender Verengerung der Mundöffnung. Die Tonhöhenvariierung geschieht hauptsächlich durch Veränderung des schwingenden Luftquantums durch Vor- und Zurückschieben der Zunge, außerdem aber auch durch Veränderung der Größe der Mundöffnung. Das Pfeifen gelingt ebensogut exspiratorisch wie inspiratorisch.

Manche Personen vermögen auch bei geöffneten Lippen zu pfeifen, indem sie die vordere Abgrenzung des Luftraumes mittels Zunge und Zahnreihe bewirken. Es ist möglich, zwei Töne gleichzeitig zu pfeifen und z. B. eine Melodie in Terzen erklingen zu lassen. Wie das gemacht wird, habe ich nicht ermitteln können.

Bemerkenswerterweise können auch im Kehlkopf Pfeiftöne, allerdings nur leise, erzeugt werden [1]), und zwar sowohl bei offenem wie geschlossenem Munde. In dem von Schultz genau untersuchten Fall umfaßten die Pfeiftöne fast zwei Oktaven (g^2 bis f^4). Es wurde eine relativ große Luftmenge unter geringem Druck verbraucht, wie bei der Falsettstimme. Die Glottis war klein und rautenförmig, Schwingungen der Stimmlippen waren nicht zu beobachten. Auch in diesen Fällen ist also wohl an den Labialpfeifenmechanismus zu denken.

15. Die akustische Bedeutung des Ansatzrohres.

Bei Blasinstrumenten mit schwingenden Zungen hat bekanntlich das Ansatzrohr unter gewissen Umständen einen Einfluß nicht nur auf die Intensität und Klangfarbe des Tones, sondern auch auf seine Höhe, d. h. die Schwingungszahl. In diesem Falle zwingt das Ansatzrohr der Zunge die Schwingungszahl auf, die dem Eigenton der in ihm enthaltenen Luftsäule entspricht; Veränderung der Rohrlänge oder Öffnung seitlicher Löcher am Ansatzrohr, wie sie bei der Klarinette usw. benutzt werden, ändern also die Tonhöhe und die Schwingungszahl der Zunge. Eine volle Selbständigkeit hinsichtlich ihrer Schwingungen behält die Zunge nur, wenn zwischen ihren Massen-, Größen- und Elastizitätsverhältnissen und den Dimensionen des Ansatzrohres ein solches Mißverhältnis besteht, daß sie nicht im Tempo des Eigentones dieses Rohres schwingen kann, also z. B. wenn eine Zunge mit hohem Ton ein sehr geräumiges weites Ansatzrohr trägt.

Sind die Dimensionen so beschaffen, daß eine Beeinflussung möglich ist, so tritt diese verschieden leicht und in verschiedenem Grade je nach der Beschaffenheit der Zunge ein. Zungen mit geringer Masse und kleiner Elastizität, vor allem also die membranösen Zungen, unterliegen dem Einfluß des Ansatzrohres am ausgiebigsten. Eingehende Untersuchungen von J. Müller, W. Weber [2]), Harless, Merkel und anderen liegen hierüber vor. Vgl. auch Grützner, l. c. S. 12ff. Für die Physiologie des Kehlkopfes haben diese Erfahrungen keine direkte Bedeutung, da ein Einfluß des Ansatzrohres auf die

[1]) F. Semon, Internat. Zentralbl. f. Laryngol. 1901, Heft 9; P. Schultz, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, Suppl.; Lüders, Über einen Fall von laryngealem Pfeifen, Diss., Berlin 1902. — [2]) Ann. d. Phys. 16, 1829.

Tonhöhe mit Bestimmtheit auszuschließen ist. Der Kehlkopf bildet, was manchen Autoren nicht hinreichend klar geworden ist, geradezu ein typisches Beispiel für ein Blasinstrument, dessen Tonhöhenänderung von der Gestalt des Ansatzrohres in weitgehendem Maße unabhängig ist. Weder beim Natursänger noch beim Kunstsänger ändert sich das Ansatzrohr gesetzmäßig mit dem im Kehlkopf erzeugten Tone. Während ein Ton bestimmter Höhe gesungen wird, kann die Mundöffnungsweite beträchtlich geändert werden, ja es kann sogar das Gaumensegel den Seitenweg zur Nasenhöhle abwechselnd freigeben und wieder schließen, ohne daß die Tonhöhe sich im geringsten ändert. Die Klangfarbe und einigermaßen auch die Intensität des Klanges werden beeinflußt, die Schwingungszahl bleibt konstant, ohne daß irgendwelche kompensatorische Vorgänge im Kehlkopf Platz greifen. Die Leichtigkeit, mit der selbst der Ungeübte einen Ton bei wechselnder Gestalt des Ansatzrohres festhält, beweist das klar genug.

Bemerkenswert ist, daß diese Bedeutungslosigkeit des Ansatzrohres auch für die Falsettstimme gilt, bei deren Mechanismus, wie er von vielen angenommen wird (dünne, membranöse Zungen), am ehesten an das Aufzwingen bestimmter Schwingungsgeschwindigkeiten durch das Ansatzrohr gedacht werden könnte.

Die tatsächliche Einflußlosigkeit des Rohres auch im Falsettregister spricht andererseits eher zuungunsten der eben erwähnten Auffassung von der Schwingungsweise im Falsett. Entscheidend ist dies Argument freilich durchaus nicht, da die Beschaffenheit des Ansatzrohres im menschlichen Stimmapparat von der bei Musikinstrumenten geforderten so weit abweicht, daß man es höchst überraschend finden müßte, wenn ein Einfluß auf die Tonhöhe selbst bei einer dünnlippigen Membranpfeife einträte. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der im Falsett singende Kehlkopf, wenn er mit einem einfach gebauten glattwandigen Ansatzrohr versehen werden könnte, von diesem beherrscht würde und zwangsmäßig in Tonhöhen schwingen würde, die den Dimensionen des Ansatzrohres entsprächen [1]).

Es ist von Interesse, daß, wie ich nachträglich finde, in den hinterlassenen Notizen Meissners [2]) sich der Plan zur Ausführung derartiger Versuche mit Einführung eines Rohres bis zum Kehlkopf hinab findet, ein praktisch freilich schwer realisierbarer Gedanke.

Akustisch bedeutungslos ist im übrigen das Ansatzrohr beim Menschen keineswegs. Unzweifelhaft ist es von mächtigem Einfluß auf die Klangfarbe. Nichts kennzeichnet das deutlicher, als der Übergang vom reinen zum nasalen Vokal durch Eröffnung der Kommunikation zur Nasenhöhle, ferner die Erzeugung der verschiedenen Vokalklänge bei konstanter Schwingungszahl des Grundtons nur durch Änderung der Gestalt des Ansatzrohres. In letzterer Hinsicht macht sich, wie unten noch näher zu besprechen sein wird, eine auffällige Verschiedenheit in dem Stärkeverhältnis zwischen dem Grundton und anderen an dem Klange beteiligten Tönen bei den einzelnen Vokalen bemerkbar, insbesondere treten, wie Hermann gezeigt hat, bei jedem Vokal-

---

[1]) Der, wie oben erwähnt, von Musehold gelieferte Beweis der Anblasbarkeit ausschlagend durchschlagender Zungen bei Armierung mit einem passend abgestimmten Ansatz ist für die Kehlkopfphysiologie deshalb nicht entscheidend, weil hier von einem abgestimmten Ansatzrohr nicht zu reden ist. — [2]) Klangaufnahmen von Blasinstrumenten, eine Grundlage für das Verständnis der menschlichen Stimme, herausgegeben von R. Wachsmuth, Arch. f. d. ges. Physiol. 116, 543, 1907.

klang charakteristische Mundtöne auf, deren Schwingungszahl zur Schwingungszahl des Grundtones keine festen Beziehungen hat. Hierin liegt der bei weitem interessanteste Punkt hinsichtlich der Bedeutung des Ansatzrohres in der menschlichen Stimmphysiologie. An dieser Stelle sei, unter Verweisung auf die nachfolgenden Mitteilungen über Vokaltheorien, nur erwähnt, daß die Mundtöne auch ohne Ertönen der Stimme zu Gehör gebracht werden können, beim Flüstern und beim Perkuttieren der Mundwandungen. Auch wenn beim sogenannten „Aufstoßen" die Oesophaguswände stimmlippenartig wirken, ertönen klare Vokalklänge und Menschen, denen der Kehlkopf exstirpiert ist, können, wie besonders Gluck gezeigt hat, durch willkürliche Expression von Luft aus dem Magen eine zwar nicht schönklingende, aber durch deutliche Vokalklänge verständliche Sprache erlernen.

XII. Spezielles über die einzelnen Stimmlaute, ihre Einteilung und ihre Erzeugung[1]).

Die Einteilung der Stimmlaute, die ich in der nachstehenden Darstellung zugrunde lege, ergibt sich aus den Übersichtstafeln auf S. 756 u. 769. Ich habe mich dabei (mit einer einzigen Ausnahme: „Lippen"-*R*) auf die Einordnung der in der Sprache wirklich verwendeten Laute beschränkt, und unter den Sprachlauten wiederum die der deutschen Sprache mit ihren üblichen Buchstabenbezeichnungen in den Vordergrund gestellt. Manche der im folgenden angeführten Laute kommen in der deutschen Sprache, allerdings nur in Dialekten, vor, besitzen aber nur in fremden Sprachen besondere Symbole, wie das *å* des Dänischen, das ϑ des Neugriechischen. Auf die in mancher Hinsicht wünschenswerte Heranziehung russischer, arabischer, japanischer usw. Schriftzeichen muß ich begreiflicherweise verzichten.

Zur Erläuterung der Übersichtstafel auf S. 756 sei folgendes angeführt.

Man kann zunächst unterscheiden zwischen Stimmlauten im weiteren und im engeren Sinne. Im weiteren Sinne können wir Stimmlaute alle diejenigen Klänge und Geräusche nennen, die wir mit unserem Stimmapparat — auch diesen im weitesten Sinne genommen — erzeugen können; dazu würden alle nach außen hin auf einige Entfernung hörbaren Geräusche bei Einatmung und Ausatmung gehören, gleichviel ob Kehlkopf, Rachen- und Mundteile dabei aktiv beteiligt sind oder nicht. Als eine weit kleinere und unwichtigere Gruppe von Lauten würde man diejenigen hinzurechnen können, die allein mittels der Mundteile ohne gleichzeitige Beteiligung des Atemstromes erzeugbar sind.

Als Stimmlaute im engeren Sinne wären aus den erwähnten die herauszugreifen, die der Mensch tatsächlich zu jenen Zwecken verwendet, die das eigentliche

[1]) Auf diese zum großen Teil in das Gebiet der eigentlichen Linguistik gehörigen Dinge kann ich hier im allgemeinen nur kurz und sehr mit Auswahl eingehen. Mit einiger Ausführlichkeit behandle ich nur die speziell vom physiologischen Standpunkt interessierenden Probleme. Im übrigen verweise ich auf die älteren, zum Teil sehr ausführlichen Arbeiten von Brücke, Grundzüge der Physiologie und Systematik der Sprachlaute für Linguisten und Taubstummenlehrer, Wien 1856 und 1876. Merkel, Physiologie der menschlichen Sprache (physiol. Laletik), Leipzig 1866. Thausing, Das natürliche Lautsystem usw., Leipzig 1863. Von neueren namentlich: Sievers, Grundzüge der Phonetik, 4. Aufl., Leipzig 1893; 5. Aufl. 1901. Viëtor, Elemente der Phonetik, Leipzig 1894. Jespersen, Lehrbuch der Phonetik, Leipzig 1904. (Ausführlicher in dänischer Sprache: Fonetik, Kopenhagen 1897—1899.)

Lauttabelle I.

Laute mit Stimmklang (Phonische Laute)

A) Kontinuierliche

1. Lang aushaltbar, Ansatzrohr offen

a) Mit Reibe- oder Zischgeräusch neben dem Stimmklang, *stimmhafte* (*phonische*) *Konsonanten*

Das Geräusch entsteht:

- α) zwischen Lippen und Zähnen, stimmhaftes *W*
- β) zwischen Zungenspitze und Zähnen „ *S* (*Z* franz.)
- γ) zwischen Zunge und Gaumen
  - vorn „ *Sch* (*J* „)
  - mitten „ *J* (bei einigen Personen)
  - seitlich „ *L*
  - hinten „ *Ch* (für *C*)

b) ohne deutliches Reibegeräusch.

2. Kurz aushaltbar, Ansatzrohr geschlossen.

Blählaute vor *B*, *D*, *G*

α) Luft geht durch Nase und Mund

nasalierte Vokale:

A͡n (I͡n)
O͡n (Ü͡n)
Ö͡n (U͡n)
Ä͡n (Å͡n)

β) Luft geht nur durch die Nase

Resonanten:

M
N
Ng

γ) Luft geht nur durch den Mund

A a) Kanal im Ansatzrohr einfach und median gelegen;

Vokale:

A
Ä — *Å*
E — *Ö* — *O*
I — *Ü* — *U*

Übergang zu stimmhaftem *J* und *Ch* · Übergang zu stimmhaftem *W*

B b) Kanal im Ansatzrohr seitlich bzw. neben der Zunge gelegen, häufig beiderseitig;

L-Laute:

vordere, hohe *L*-Laute: deutsches *L*, mouillierte *L*-Laute → Annäherung an *J* und *I*

hintere, tiefe *L*-Laute: russisches, englisches, schwedisches, schweizerisches *L* → Annäherung an *A* und *U*

B) Diskontinuierliche (*Zitterlaute*)

1. Mit Reibegeräusch

ř (*r͡sch*), *r͡s*, *r͡w*, *w͡r*,

2. Ohne Reibegeräusch

a) Die rhythmische Unterbrechung erfolgt im Kehlkopf selbst.

Knarrende Vokallaute (Ersatz für Vokal + *r*)

b) Unterbrechung erfolgt im Ansatzrohr

Lippen-„*R*“ · Zungen-*R* · Zäpfchen-R

Wesen und die Bedeutung der Stimme überhaupt ausmachen, nämlich als instinktiver Ausdruck irgendwelcher Affekte oder zur akustischen Einwirkung auf andere Geschöpfe. Den Gegensatz bilden die gewissermaßen zufälligen Stimmäußerungen, bei denen die Schallerzeugung unwesentlich ist.

In den folgenden Erörterungen soll der Ausdruck Stimmlaut nur in dem zweiten engeren Sinne verwandt werden, wo nichts anderes bemerkt ist. Die erwähnte kleine Gruppe von Lauten, die ohne Beteiligung des Atmungsstromes entstehen (Schnalzlaute), fällt dabei von selbst außer Betracht.

Aber auch nicht alle die Laute, die mit Hilfe der Atmungsluft erzeugt werden, sind Stimmlaute im engeren Sinne. Besonders, wenn wir ausschließlich auf die Laute Rücksicht nehmen wollten, die in einer bestimmten Sprache oder einem bestimmten Dialekt vorkommen, würde der Kreis der Stimmlaute, die tatsächlich verwendet werden, ganz wesentlich kleiner werden, als der der überhaupt möglichen Stimmlaute. Eine so weit gehende Beschränkung kann für die physiologisch-phonetische Behandlung der Stimme nicht in Frage kommen, und selbst in der vorliegenden knappen Darstellung müssen wir, wie gesagt, zum mindesten in kurzen Seitenblicken auch die Stimmlaute in Betracht ziehen, die der deutschen Sprache fremd sind. Bei genauerem Zusehen findet man freilich sogleich, daß nicht viele Laute, ja nicht einmal viele Lautkombinationen möglich sind, die nicht in einer dialektischen oder individuellen Unterart dessen, was man deutsche Sprache nennt, häufig vorkämen.

Eine sachgemäße Einteilung oder Gruppierung der Stimmlaute bietet nicht geringe Schwierigkeiten. Einen primitiven Versuch zu solcher Einteilung finden wir in dem System, das im Alphabet gegeben ist, und in welchem dann eine weitergehende Gruppierung der einzelnen Laute oder Buchstaben üblich geworden ist, wie sie in den Schulen gelehrt wird. Wir haben da die Gruppen der Vokale und Konsonanten mit ihren verschiedenen Unterabteilungen. Wenngleich diesem Systeme größtenteils brauchbare phonetische Prinzipien zugrunde liegen, ist es doch klar, daß es in eben der Form, in der es in den Schulen gelehrt zu werden pflegt, doch nur bescheidensten Ansprüchen genügen kann und dringend eines Ersatzes bedürfte. Abgesehen davon, daß das übliche Alphabet e i n f a c h e Stimmlaute neben solche stellt, die die Phonetik als zusammengesetzt rechnet (Z, X), liegt sein Hauptmangel in der Unvollständigkeit. Es greift aus der Summe der möglichen Stimmlaute eine nicht große Zahl heraus und läßt andere, häufig benutzte Laute unberücksichtigt, wie z. B. das deutsche Alphabet die Laute, die man *ch* und *sch* zu schreiben pflegt. Leider ist eine Abhilfe, zu der sich schwache Ansätze im Ausland finden, bei uns vorläufig kaum zu erwarten.

Für eine Darstellung der Phonetik vom physiologischen Standpunkte aus würden zunächst folgende Arten der Lauteinteilung denkbar und rationell erscheinen: 1. n a c h d e m a k u s t i s c h e n C h a r a k t e r d e r L a u t e, also gewissermaßen eine Gruppierung auf physikalischer Basis, und 2. die Einteilung n a c h d e r A r t d e r E n t s t e h u n g d e r L a u t e, also eine im engeren Sinne physiologische Einteilung. Obgleich die erstere Art der Einteilung in mancher Hinsicht die wünschenswertere und interessantere wäre, bedarf es doch keines Beweises, daß wir zum mindesten für jetzt noch auf sie verzichten und die Entstehungsart der Laute zugrunde legen müssen. Unsere Kenntnis von dem akustischen Wesen der einzelnen Laute ist noch nicht entwickelt genug, um alle die Laute, die uns subjektiv-akustisch, nach der Art, wie sie klingen, bekannt sind, objektiv akustisch, d. h. nach der

Art des ihnen zugrunde liegenden Schwingungsvorganges, erschöpfend und präzise zu beschreiben.

Dieser Erkenntnis haben sich denn auch die Phonetiker nicht verschlossen und neuerdings findet man die Einteilung der Laute nach ihrer Entstehungsart fast überall durchgeführt. Eine nur scheinbare und unwesentliche Abweichung ist es, wenn einzelne Autoren, wie z. B. Jespersen, den Entstehungsort in den Vordergrund stellen, und zusammenhängend diejenigen Laute besprechen, die mit Hilfe der Lippen oder die mit Hilfe der Zungenspitze usw. gebildet werden. Nicht ganz rationell ist letzteres Verfahren, weil dabei akustisch und genetisch ähnliche Laute in der Besprechung getrennt, andererseits heterogene zusammen behandelt werden. Doch das ist eine Äußerlichkeit. Eine Darstellung, die wie die vorliegende das Physiologische in den Vordergrund stellen und das Philologisch-Phonetische höchstens nebenbei berücksichtigen will, muß sich natürlich ganz streng auf die Besprechung der Entstehungsart der Laute konzentrieren.

Die nächstliegende Unterscheidung ist die in stimmhafte und stimmlose (phonische und aphonische nach Hermann) Laute, bei der das Tönen oder Nichttönen des Kehlkopfes als Kriterium dient. Die stimmhaften Laute fehlen der Flüstersprache. Sie zerfallen in kontinuierliche und in intermittierende stimmhafte Laute, je nachdem der Stimmkanal oberhalb der Stimmritze während deren Ertönen dauernd durchgängig bleibt oder an irgend einer Stelle ein oder mehrere Male geschlossen, der Luftstrom und mit ihm der Stimmklang also unterbrochen wird (*Zitterlaute*[1]).

1. Die kontinuierlichen phonischen Laute (ohne merkliche begleitende Geräusche).

Diese zerfallen in zwei deutlich getrennte Gruppen: 1. die Laute, bei denen die aus der Glottis entweichende Luft entweder durch den Mund oder die Nase (oder durch beide Wege zugleich) nach außen entweicht, und der Klang daher so lange ausgehalten werden kann, als der Luftvorrat in der Lunge reicht (Vokale, *L*-Laute und Resonanten), und 2. die Laute, bei denen das Gaumensegel den Weg durch die Nase, und die Zunge bzw. die Lippen den Weg durch den Mund verschließen und infolgedessen die Dauer des Klanges wesentlich beschränkter ist (Purkinjes „Blählaute"). Ich bespreche zunächst die letzteren.

a) Die Blählaute.

Die Bezeichnung Blählaute ist recht treffend, weil sich der teilweise mit nachgiebigen Wänden versehene Raum zwischen Glottis und dem Mundverschluß bläht, indem durch die verengte und tönende Glottis Luft in den Rachen- bzw. Mundraum gepreßt wird. Dies kann natürlich nur so lange geschehen, bis der Druck oberhalb der Glottis gleich dem unterhalb derselben geworden ist. Bei einer bestimmten Stärke des Ertönens des Kehlkopfes wird dies um so später geschehen, je größer der über der Glottis

[1]) L. Hermann (Arch. f. d. ges. Physiol. **83**, 1900) unterscheidet unter den phonischen Lauten: Vokale, glatte Halbvokale (*L*, *M*, *N*), remittierende Halbvokale (*R*-Laute), ferner phonische Dauergeräuschlaute (*W*, *S*, *J* mit Stimmklang) und phonische Explosivlaute (*B*, *D*, *G*).

abgesperrte Raum ist und je dehnbarer dessen Wände sind. Bringt man Gaumen und Zunge in die zur Artikulation des *g* nötige Stellung und läßt jetzt bei Festhaltung dieses Verschlusses die Stimme ertönen, so erhält man denjenigen Blählaut, dessen mögliche Dauer am kürzesten ist; man kann ihn selbst mit leiser Stimme kaum länger als 2 bis 3 Sek. hörbar machen. Der Raum, der hier durch die Phonationsluft gebläht wird, ist sehr klein, er liegt zwischen Glottis einerseits und der zwischen Zunge und Rachen bzw. Gaumen gebildeten Verschlußstelle andererseits.

Artikuliert man für *d*, so kommt zu jenem Raum noch der größte Teil des Mundraumes hinzu, und bei der *b*-Stellung der ganze Mundraum bis vorn zu den Lippen.

Die Nasenhöhle ist bei allen diesen drei Blählauten von Mund und Rachen fest abgeschlossen. Hält man die Nasenlöcher zu, schließt den Mund und phoniert nun, so bekommt man weit länger aushaltbare und stärker tönende Blählaute, besonders wenn man durch Einnahme einer Mittelstellung des Gaumensegels Nasen- und Mundhöhle zu einem Blähraum vereinigt.

In der Sprache kommt dieser Laut nicht vor (abnormerweise bei sogenanntem Stockschnupfen mit vollständigem Nasenverschluß). Dagegen sind die ersterwähnten drei Blählaute sehr häufig. Bei Deutschen treten sie allerdings in der gewöhnlichen Sprache, wenn überhaupt, dann so flüchtig auf, daß es besonderer Aufmerksamkeit bedarf, um sie zu bemerken. Fast (nicht ganz) unvermeidlich sind sie aber immer dann, wenn wir eine mit *b*, *d* oder *g* beginnende Silbe besonders deutlich aussprechen und markieren wollen, daß es nicht *p*, *t* oder *k* heißen soll. In den romanischen Sprachen wird von den Blählauten ein viel ausgiebigerer Gebrauch gemacht und es ist ein besonders häufiger Fehler der Germanen, die französisch oder italienisch sprechen wollen, die Blählaute nicht deutlich genug anzuwenden.

In manchen Lehrbüchern steht, man solle im Italienischen vor *b* (am Silbenanfang) ein leises *m*, vor *d* ein *n* erklingen lassen, also etwa statt bella donna: (m)bella (n)donna. Da kurze Blählaute sehr ähnlich wie jene Liquidae klingen, ist es im Einzelfall schwer zu sagen, ob der Blählaut oder die entsprechende Liquida angewandt wurde. Das Einfachere ist jedenfalls der Blählaut, bei dessen Erzeugung gleichzeitig der vordere Mundverschluß und der Rachennasenhöhlenverschluß hergestellt wird. Doch mag es nicht selten vorkommen, daß der letztere Verschluß um einen Moment später vollständig wird, und der Blählaut also mit einem ganz kurzen *m* oder *n* eingeleitet wird.

Im Neugriechischen sind die Schriftzeichen, die wir im Altgriechischen als Mediae sprechen, zu Reibelauten erweicht. Zur Wiedergabe der Media dient daher das Tenuiszeichen mit zugesetztem Resonanten, z. B. $\mu\pi$ für *b*, $\nu\tau$ für *d*.

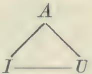
Der Grund, warum wir das prononciert weiche *b* gerade bei freiem Einsatz am Silbenbeginn gern mit dem Blählaut einleiten, liegt in der Schwierigkeit, die halb aktive, halb passive Aufhebung des Mundverschlusses beim *B*, *D* und *G* mit der nötigen Weichheit zu bewirken, wenn nicht das Nachdrängen der Exspirationsluft durch Verengerung der Glottis zur Phonationsstellung gehemmt wird. Unüberwindlich ist diese Schwierigkeit indessen nicht und, wie mir scheint, sprechen nicht wenige Menschen die Mediae ohne vorherige Blählaute. Einiges weitere hierauf bezügliche s. unten S. 770 sowie in der Arbeit von H. Gutzmann „Über Media und Tenuis“ [1]).

[1]) Med. pädagog. Monatsschr. f. d. ges. Sprachheilk. **11**, 1901.

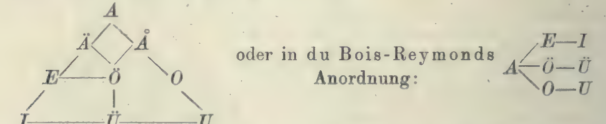
b) Die Vokale.

Die Hauptgruppe der stimmhaften Laute wird von den Lauten gebildet, die man Vokale zu nennen pflegt. Eine bestimmte Definition dessen, was man unter „Vokal" versteht, dürfte kaum zu geben sein, weil es an einem feststehenden Begriff fehlt. Bei allen Vokalen ertönt die Stimme kontinuierlich bei geöffnetem Munde; ist das Gaumensegel so weit gesenkt, daß der Durchgang zwischen Rachen und Nasenhöhle frei ist, so entstehen die nasalierten Vokale, ist dieser Engpaß durch Hebung des Gaumensegels geschlossen, so entstehen die gewöhnlichen Vokale. Unter denselben Bedingungen kommen aber auch die *L*-Laute zustande, die ja auch, wie weiter unten zu zeigen sein wird, den Vokalen in akustischer Beziehung sehr nahe stehen. Der einzige deutliche Unterschied in genetischer Hinsicht liegt darin, daß bei den Vokalen im engeren Sinne die Luft durch einen median gelegenen Kanal und eine median gelegene Öffnung des Mundes passiert, bei den *L*-Lauten dagegen durch einen seitlich von der Zunge unsymmetrisch gelegenen Kanal entweicht. Der seitliche Kanal ist offenbar enger als selbst der Kanal beim *I*, die Schallstärke und Tragweite des Lautes und damit auch seine Verwendbarkeit als Träger des Silbenaccents beim *L* also vermindert.

α) Gruppierung der Vokale. Man kann die echten Vokale (also mit Ausschluß der nasalierten und der *L*-Laute) in verschiedener Weise gruppieren oder in einem Diagramm anordnen, so daß die akustische und genetische Verwandtschaft zum Ausdruck kommt. Die bekannteste und wohl zutreffendste Darstellungsweise ist die in Form eines von den „Grundvokalen" *A I U* gebildeten Dreiecks:



In diesem Schema in seiner einfachsten Form kann man alsdann, dem Vorgange von F. H. du Bois-Reymond[1]) folgend, diejenigen anderen Vokale eintragen, für die es in den Kultursprachen Schriftzeichen gibt, und man erhält dann eine Darstellung, die dadurch wirklichen Wert hat, daß man sich auf den die Schriftzeichen verbindenden Linien die sämtlichen überhaupt möglichen Vokalklänge aufgetragen denken kann.



Wie schon eingangs erwähnt, sind die durch besondere Schriftzeichen charakterisierten Laute nur sehr gering an Zahl gegen die unendliche Mannigfaltigkeit der produzierbaren Laute, und jedes der Schriftzeichen versinnbildlicht tatsächlich eine ganze Gruppe von verwandten Lauten. Weder für ein ganzes Volk oder eine Rasse, noch auch nur für ein einzelnes menschliches Individuum

[1]) Cadmus oder allgemeine Alphabetik, Berlin 1862.

ist die Art, wie ein bestimmter Vokal ausgesprochen wird, annähernd konstant. Wenn man verschiedene Personen auffordert, etwa den Vokal *A* in möglichster Reinheit, in möglichst gleicher Tonhöhe und Stärke auszusprechen, so klingt das *A* selbst bei annähernd gleichaltrigen Personen derselben Nationalität und Rasse, ja selbst bei Geschwistern so deutlich verschieden, daß man die Personen an dem *A*-Klang erkennen kann. Aber auch das einzelne Individuum spricht das kurze *A* in dem Worte *Acker* mit anderem Klang als das lange in *Adel*, ebenso das *O* in *Otter* anders als in *Oder*. Die später zu besprechenden graphischen Stimmregistrierungen Hermanns bringen diese dem bloßen Ohre schon bei geringer Übung erkennbaren Unterschiede deutlich zur Anschauung. Doch dürfte das Ohr noch überlegen sein.

Die Variationen des *A*-Klanges stellen sich nun für das Ohr dar als Abweichungen nach den Nachbarlauten in dem erwähnten Dreiecksschema, d. h. entweder nach dem *Ä* oder dem *Å* hin; eine dritte Variationsmöglichkeit, die sich in dem Schema nur unter Zuhilfenahme der dritten Dimension veranschaulichen ließe, führt nach dem nasalierten *A͡n* hinüber.

Bekanntlich wird von manchen Individuen und von manchen Nationen der mit *A* bezeichnete Laut mit konstanter Abweichung von dem, was die meisten Deutschen als „reines *A*" bezeichnen würden, gesprochen, und ihnen erscheint nun dieser abweichende Laut als „reines *A*". Es ist auffallend und interessant, wie schwer es unter Umständen ist, den Klangcharakter einer anderen Nation nachzuahmen; das *A* in einem deutschen Wort, das beispielsweise ein Engländer oder Däne möglichst „deutsch" auszusprechen sich bemüht, klingt für den Deutschen sehr häufig doch fremdartig.

Die schematische Darstellung in dem Dreiecksschema hat den Sinn, daß von einem Vokal, z. B. dem *A*, zum Nachbarvokal (*Ä* bzw. *Å*) eine lückenlose Reihe von Übergangslauten führt, von denen man im Zweifel sein kann, mit welchem der beiden Schriftzeichen man sie wiedergeben soll, und die auch tatsächlich in verschiedenen Sprachen verschieden geschrieben werden.

Für das *Å* fehlt im Deutschen das Schriftzeichen; wo der Laut vorkommt, wird er mit *O* wiedergegeben. Als kurzer Laut kommt das *Å* in der Sprache sehr vieler Deutscher aus allen Landesteilen vor, als langer, ähnlich dem Dänischen *Å* (oder *Aa*) nur in einigen Dialekten, so besonders ausgeprägt im Schwäbischen (viel weniger im Alemannischen) und begreiflicherweise auch in den zum Dänischen hinüberleitenden Dialekten Schleswig-Holsteins. Die Wiedergabe dieses Lautes ist bekanntlich eine besondere Crux der Dialektdichter, ähnlich wie die ebenfalls so häufigen und charakteristischen Nasalvokale.

Vom dänischen *Å* leitet der entsprechende norwegische Sprachlaut, der schon „geschlossener" ist, zu dem schwedischen hinüber, der dem deutschen langen *O* sehr ähnlich ist, nur etwas offener. Zum *A* andererseits leiten vom dänischen *Å* die im Englischen häufigen (in Deutschland nur dialektisch vorkommenden) Zwischenlaute hinüber (wie im englischen *law*). Mit Beziehung auf die Bezeichnungen „offenes" und „geschlossenes" *O* sei übrigens schon hier daran erinnert, daß die eigentliche Mundöffnung, d. h. die Lücke zwischen den gerundeten Lippen bei beiden Klängen, genau gleich sein kann; beim offenen *O* und beim *Å* öffnet man zwar häufig unwillkürlich die Lippen weiter als beim geschlossenen *O*, doch ist dies keineswegs notwendig.

Die Übergangslaute zwischen *O* und *U* haben wir in der deutschen Sprache in vielen Fällen bei dem kurzen *U*; bei manchen Menschen nähert sich der Klang hier stets dem *O*. Lange Zwischenlaute zwischen *O* und *U* hat u. a. das Schwedische. Hier kommen auch die Zwischenlaute zwischen *U* und *Ü* vor, die

aber auch gewissen deutschen Dialekten (im alemannischen Sprachgebiet) nicht fremd sind.

Übergang zwischen *Ü* und *I* findet sich in langen und kurzen Klängen vielfach; der Übergang zwischen *I* und *E* ganz überwiegend in kurzen Klängen (im Deutschen besonders, wenn mehrere Konsonanten folgen, z. B. in *Birke*). Manche Deutsche sprechen das *I* fast stets mit deutlicher Abweichung nach *E* hin, zuweilen sogar mit *Ä*-ähnlichem Klange. Vom *E* endlich leiten die bekannten in allen Sprachen vorkommenden Zwischenlaute durch *Ä* zum *A* hinüber.

In dieser kontinuierlichen Vokalreihe fehlt das als Klang wohlcharakterisierte und durch ein besonderes Schriftzeichen fixierte *Ö*. Man kann es aber, wie es oben in dem Schema geschah, in das Innere der Dreiecksfigur einsetzen und durch Striche seine akustischen Verwandtschaften andeuten. Nächste Verwandtschaft hat es zweifellos mit dem *E* und dem *Ä*. Man kann leicht eine Reihe von Vokalklängen aussprechen, die vom *E* zum *Ö* kontinuierlich hinüber leiten; man kommt hierbei zum geschlossenen *Ö*, während man vom *Ä* zum offenen *Ö* kommt.

Schon weniger leicht ist die Herstellung der Überleitung vom *Ö* zum *Ü* und bemerkenswerterweise unmöglich zum *O*, welches doch nach der Schreibung als besonders nah verwandt erscheinen sollte.

In der phonetischen Literatur wird häufig von einem sogenannten „unbestimmten Vokal" gesprochen, der sehr häufig in vielen Sprachen auftreten soll[1]). Diese Bezeichnungsweise ist, wie schon Brücke[2]) betont, nicht sonderlich glücklich, da nicht daran zu denken ist, diesen „unbestimmten" Vokal außerhalb eines Vokalschemas nach Art des oben gegebenen zu suchen. Am häufigsten tritt der mit jenem Namen bezeichnete Laut an Stellen auf, wo in der Schrift das Zeichen *E* steht, doch kann er auch für alle anderen Vokale, die unbetont und kurz sind, eintreten.

Dem Klange nach ist der „unbestimmte" Vokal in den meisten Fällen ein *Ö*, mit mehr oder weniger großen Abweichungen nach dem *E* oder *Ä* hin. In zahlreichen Fällen kommt auch ein nasaler Beiklang hinzu.

β) Bildung der Vokale. Die Stellung der einzelnen Teile des Stimmorgans bei der Vokalbildung ist von verschiedenen Autoren untersucht und beschrieben worden. Brücke, Merkel und Grützner haben auch in Mediandurchschnitten des Kopfes die Stellungen zu veranschaulichen gesucht; daß sie auch die Position der dem Auge nicht direkt zugänglichen Organe (mit gewissen Ausnahmen[3]) ziemlich richtig wiedergeben, ist aus den Röntgenphotographien von Barth[4]) und Grunmach[4]) zu entnehmen.

Die wesentlichste Änderung beim Übergang von einem Vokal zum anderen betrifft die Gestalt der Zunge, nächstdem die der Lippen und des

[1]) Lepsius, Das linguistische Alphabet, Berlin 1855. — [2]) Grundzüge der Physiologie und Systematik der Sprachlaute, Wien 1856. — [3]) Das Gaumensegel zeichnet Brücke zutreffenderweise bei allen Vokalen der Pharynxwand anliegend, wenn auch nicht in richtiger Höhenstellung. Merkel dagegen bildet für *A*, *Ae*, *E* und *I* das Gaumensegel von der Rachenwand abgehoben ab und auch Grützner zeichnet beim *I* mit seinem besonders festen Rachen-Nasenabschluß eine Kommunikationsöffnung. — [4]) Arch. f. Laryngologie 19, Heft 3, 1907. Die Lichtdruckbilder der mit Röntgenstrahlen aufgenommenen Photographien geben die Einzelheiten weniger gut wieder, als die mir von Herrn Barth gezeigten Originalaufnahmen. Um die Konturen der Zunge im Bilde sichtbar zu machen, war über die Zunge in der Medianlinie ein feines Kettchen gelegt, das auf der Photographie schwarz hervortritt. Die Umlaute *Ä*, *Ü*, *Ö* sind in der Grunmachschen Mitteilung irrtümlich als Diphthongen bezeichnet.

weichen Gaumens. Unbedeutend ist die Änderung der Kehlkopfstellung; eine leichte Hebung beim *I* wird häufig aber nicht regelmäßig gefunden.

Der schärfste Gegensatz besteht zwischen *A* und *I*. Bei letzterem findet sich die bekannte mediane Rinne im Zungenrücken, die von oben her vom harten Gaumen gedeckt wird und somit einen engen, flachen Kanal von etwa 6 cm Länge[1]) bildet. Dahinter fällt der Zungenrücken steil ab, mit beträchtlichem Horizontalabstand (3 bis 4 cm) von der hinteren Pharynxwand. Das Gaumensegel ist sehr hochgezogen und schließt fest gegen die Nase ab. So entsteht über dem Kehlkopf ein ziemlich großes, in erster Annäherung zylindrisch zu nennendes Ansatzrohr, an das sich, winkelig nach vorn abgebogen, das enge Endstück ansetzt. Die Lippenstellung ist gleichgültig und wechselnd; jedenfalls spielt der vordere Mundteil keine akustisch bedeutsame Rolle.

Fig. 128.

A

U

I

Schematische Darstellung der Mundstellungen bei den Vokalen *A*, *U*, *I*, modifiziert nach Brücke u. Grützner.

Ganz anders bei der Bildung des *A*. Hier bildet die Mundhöhle von vorn bis hinten einen einzigen trichterförmigen Raum. Die Mundöffnung darf nicht zu eng sein, die Zunge ist möglichst tief niedergedrückt und flach nach hinten abgerundet, so daß der Mundraum in den Rachenraum allmählich und ohne scharfe Grenze übergeht. Da die Zungenmasse niedergedrückt ist, muß sie nach hinten ausweichen und dadurch den Pharynx in der Sagittalrichtung gegenüber dem *I* beträchtlich verengen. Das Gaumensegel hängt schlaffer als bei anderen Vokalen und schließt den Zugang zur Nase nur lose und nicht immer vollständig ab (s. S. 726). Immerhin steht es noch beträchtlich höher und weiter nach hinten als beim nasalen *Ân*.

Die Bildung des *U* erfolgt unter erheblicher Verengung der Mundöffnung häufig zugleich mit Vorschiebung der Lippen. Das Ansatzrohr wird hier also in seiner ganzen Länge vom Kehlkopf bis zu den Lippen akustisch ausgenutzt. Die Zunge steht um ein Geringes höher als beim *A*, doch ist der Unterschied, wenn man die Vokale nicht besonders prononciert bildet, sehr unerheblich. Dagegen hebt sich das Gaumensegel beim *U* stärker und bildet einen festen Abschluß nach oben.

---

[1]) Helmholtz, Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 174.

Fig. 128 a. v. S. gibt in schematischer Darstellung die Lage der einzelnen Stimmorgane bei den Vokalen *A U I* an. Die übrigen Vokale weisen Stellungen auf, die zwischen den hier beschriebenen liegen. Eine Besonderheit des *Ä* ist es, daß bei seiner Bildung der Kanal eine ziemlich gleichmäßige und ansehnliche Weite hat: der Rachenraum ist schon weiter als bei *A*, das Gaumensegel steht schon höher, der Stimmkanal ist noch nicht viel enger als beim *A*. Die bequemste Vokalbildung ist die eines leicht nasalen *Ä*; lassen wir alle Mundteile in der Stellung der ruhigen Atmung und senken den Unterkiefer, so entsteht eben dieser Laut, den auch schon der schreiende Säugling bildet.

c) Die *L*-Laute.

Die den Vokalen sehr nahestehenden *L*-Laute weisen große Verschiedenheiten unter sich auf. Das *L* des Engländers ist von dem des Deutschen oder des Italieners sehr erheblich abweichend. Es gibt ein *L*, besonders im Englischen, das für den Deutschen merkwürdigerweise eine gewisse Verwandtschaft mit *R* hat, obgleich es keineswegs ein Zitterlaut wie dieser ist. Daß dieser scheinbaren Verwandtschaft auch etwas phonetisch-akustisch Gemeinsames noch unbekannter Art zugrunde liegt, geht auch daraus hervor, daß in japanischen Worten, die ein Japaner spricht, für unser deutsches Ohr häufig die Unterscheidung, ob *L* oder *R* vorkommt, unmöglich ist.

Die Schreibweise ostafrikanischer Namen aus dem Sprachgebiet der Suaheli schwankt oft zwischen *L* und *R* für einen bestimmten Laut. Wenn wir *Dar es Salaam* mit deutscher Aussprache von *R* und *L* sprechen, entsprechen beide Laute nicht denjenigen, die im richtigen Kisuaheli angewandt werden. Wenn andererseits in richtigem Kisuaheli *Dar es Salaam* gesprochen wird, passen die deutschen Bezeichnungen *L* und *R* gleich schlecht für die betreffenden Laute und es wird die schriftliche Bezeichnung kaum falscher, wenn man die Buchstaben *L* und *R* vertauscht.

Ein eigenartiger *L*-Laut ist es auch, der im Russischen und in gewissen schweizerischen Dialekten vorkommt. In dem Namen *Pawlow*, wie ihn viele Russen aussprechen, klingt das *L* für den Deutschen wie ein stimmhaftes *W* oder kurzes *U*, ebenso im Dialekt des Kantons Bern das *L* in dem Wort *Bild*.

Die *L*-Laute, die bisher erwähnt wurden, haben das Gemeinsame, daß man bei ihrer Erzeugung eine Vibration im Rachenraum empfindet und daß der Grundton relativ tief ist. Man kann sie daher als *tiefe L-Laute* den *hohen* gegenüberstellen, die die meisten Deutschen und die Romanen anwenden, und bei denen jene Resonanz im Rachen fast ganz fehlt, dagegen Schwingungen im vordersten Mundteil gefühlt werden. Diese Laute leiten zu den mehr *I*- oder *J*artigen „mouillierten" *L*-Lauten hinüber, die besonders in slawischen Sprachen vorkommen.

Grützner meint (l. c. S. 203), das deutsche *L* stände dem *Ä* am nächsten. Das entspricht aber weder meinem subjektiven Eindruck, noch den analytischen Untersuchungen Hermanns. Hinsichtlich der Angabe des *U*-ähnlichen Klanges des russischen *L* stimme ich mit Grützner überein.

L kann auch flüsternd erzeugt werden. Was die Bildung des *L* betrifft, so liegt die Angabe von Grützner vor, daß er bei Anwendung seiner Karminmethode (s. u.) die Zunge in der Mitte und an den Rändern dem Gaumen anliegend fand, während rechts und links, etwa in der Gegend des ersten Praemolaren, enge Lücken für den Luftaustritt bleiben. Für mich

trifft das nicht zu, es tritt vielmehr die Luft fast stets nur auf einer Seite, häufiger links wie rechts, aus. Dasselbe gilt für viele andere, wie z. B. Jespersen[1]) angibt, dem ich auch darin zustimme, daß das bilaterale und das unilaterale *L* akustisch nicht zu unterscheiden sind.

Bezüglich der zahlreichen andersklingenden *L*-Arten muß auf die Lehrbücher der Phonetik verwiesen werden.

d) Die nasalierten Vokale.

In keiner der Kultursprachen gibt es besondere Schriftzeichen für die so deutlich von den eigentlichen Vokalen abgegrenzten Nasalvokale. Dabei ist ihre Anwendung auch im Deutschen keineswegs selten; in besonders ausgeprägter Form finden sich ausgehaltene Nasalvokale in schwäbischen Dialekten, in anderen deutschen Dialekten mehr nur als kurze Laute. Diejenigen Vokale, die überhaupt nasaliert werden können, werden aber auch fast von jedem Deutschen nasal gesprochen, sobald nach dem Vokal ein Resonant (*M*, *N*, *Ng*) folgt, der zur gleichen Silbe gehört. Bemerkenswert ist, daß die verschiedenen Vokale sehr ungleich leicht nasaliert werden können, was mit dem Mechanismus des Nasalierens — Senkung des Gaumensegels — zusammenhängt. *A* und *Å* gehen am leichtesten in den Nasallaut über, nächstdem *Ä* und *E*, sehr schwer nur *I*, *O* und *U*. Das französische $\widehat{On}$ ist eigentlich ein nasaliertes *Å*. Das geschlossene *O*, sowie das *U* und *I* geben beim Versuch, sie zu nasalieren einen Klang, der „näselnd“ klingt, also eine andere Färbung hat, als der volle Klang des $\widehat{An}$ und $\widehat{Ån}$. Bei *U* und *I* ist der Gaumensegelschluß gegen die Rachenwand hin so fest und so charakteristisch für die Bildung dieser Laute, daß diese bei Senkung des Segels ihre Klangfarbe viel mehr ändern als der Vokal *A*.

e) Die Resonanten.

M ist derjenige Stimmlaut, zu dessen Erzeugung die Stimmwerkzeuge am wenigsten abweichend von der Einstellung für ruhige Atmung mit geschlossenem Munde eingestellt zu werden brauchen. Die Zunge liegt untätig im Munde, das Gaumensegel hängt schlaff herab und nur die Stimmlippen müssen in Phonationsstellung gebracht werden. Diese bequemste Art zu phonieren wenden wir an, wenn wir leise vor uns hinsummen, und zu träge sind, die Mund- und Zungenstellung zu ändern zur Erzeugung eines Vokalklanges. Etwas mehr Bemühung verlangt das *N*, noch mehr das $\widehat{Ng}$. Da die Bequemlichkeit als mächtiger Faktor auf die Art und Weise unserer Lautbildung einwirkt, wenden wir in der Umgangssprache die Resonanten gern als Ersatz für umständlicher zu bildende Laute an, besonders in der Endsilbe *en*. Wir sprechen meistens statt *haben*: *habm*, statt *baden*: *badn*, statt *sagen*: *sag*$\widehat{ng}$. Nur für unbetonte Silben gilt diese Tendenz der Lautverschiebung, für betonte Silben legen wir in keiner Kultursprache den Ton auf die nicht genügend vollklingenden Resonanten. Kleine Kinder, die zu sprechen anfangen, legen dagegen oft in einem Lautkomplex den Ton auf das bequeme *M*. Dasselbe geschieht in afrikanischen Sprachen, z. B. im Kisuaheli: *ḿtu* der Mensch, *ḿke* die Frau.

---

[1]) Lehrbuch der Phonetik, deutsch von Davidsen, Leipzig und Berlin (Trübner) 1904, S. 41.

Die drei Laute *M*, *N*, $\widehat{Ng}$, als Dauerlaute ausgehalten, klingen einander so ähnlich, daß sie kaum zu unterscheiden sind. Im Beginn des Ertönens sind sie dagegen sehr deutlich verschieden, und ihre Vertauschung in der Sprache würde viele Worte ganz unverständlich machen. Die Unterscheidbarkeit beruht auf der akustischen Eigenart des Geräusches, das bei der plötzlichen Öffnung der Glottis entsteht und besonders deutlich hervortritt, wenn man *M*, *N* oder $\widehat{Ng}$ in Flüstersprache scharf unterscheiden will.

Wenn auch bei den Resonanten die Luft durch die Nase entweicht, so ist doch die Resonanz des Nasenraumes gegenüber der des Rachenraumes von sehr geringer Bedeutung, wie Saenger[1]) am klarsten dadurch zeigte, daß eine Patientin mit Verwachsung zwischen Gaumensegel und Rachenwand die Resonanten sprechen konnte, wenn sie ein Röhrchen durch den Mund bis hinter die Artikulationsstelle (hinter die Lippen bei *M*, hinter den Zungengaumenverschluß bei *N*) einführte, so daß die Luft entweichen konnte.

Daß Czermaks[2]) Patientin, die an derselben Verwachsung litt, *M* und *N*, nicht aber *Ng* sprechen konnte, beruht meines Erachtens auf dem bei ersteren Resonanten größeren Blähraum im Munde, in den eine Zeitlang Luft eingetrieben werden kann, so daß *M* bzw. *N* hörbar werden können; natürlich sind sie aber weit kürzer als im normalen Zustande aushaltbar. Bei *Ng* ist der Blähraum zu klein, es kommt nicht zum deutlichen Erklingen des Resonanten. Ich halte es demnach für nicht nötig, mit Grützner (l. c. S. 198) für *Ng* Mitresonanz der Nasenluft, für *M* und *N* Nichtbeteiligung dieser Resonanz anzunehmen.

Zwaardemaker[3]) will übrigens Saengers Angabe bezüglich der Bedeutungslosigkeit der Nasenresonanz für die Resonanten nicht gelten lassen, behauptet vielmehr eine deutliche Abhängigkeit des Klanges von der Öffnung des Nasenraumes. Daß die Resonanten auch ohne Beteiligung der Nase entstehen können, hat Saenger indessen zur Evidenz erwiesen.

2. Die kontinuierlichen Klänge mit deutlichem begleitendem Geräusch (phonische Konsonanten).

Mit dem Ausdruck „stimmhafte Konsonanten“ oder „phonische Konsonanten“ bezeichnet man eine Anzahl von Reibe- und Zischlauten, bei deren Bildung die Stimmlippen in Phonationsstellung stehen: *W*, *S* (französisches *Z*), *Th* (englisch), *Sch* (französisches *J*), *Ch* (spanisches *J*). Auch das deutsche *J* (Jot) und *L* können mit starkem Reibegeräusch gesprochen werden. *W* ist in Verbindung mit nichtgeflüsterten Vokalen stets stimmhaft, *Th*, *S*, *Sch* und *Ch* können auch stimmlos gesprochen werden.

Tonhöhe und Klangfarbe des Stimmklanges kann bei allen diesen stimmhaften Konsonanten wechseln, doch nicht in dem Umfang wie bei Vokalen, da die für die Klangfarbe oft mitbestimmende Weite des Stimmkanals bei den Konsonanten zum Zweck der Erzeugung des Geräusches an bestimmten Stellen sehr eingeschränkt ist. So nähert sich die Klangfarbe bei *W*, *Z* (französisch) usw. am ehesten der der Vokale mit besonders vorn verengtem Kanal (*U*, *Ü*, *Ö*, *O*) an, niemals dem *A*, *Ä* oder *E*. Die größte Ähnlichkeit aber besitzt sie nicht mit einem Vokalklang, sondern meistens mit dem *M*-Klang, da die Mundöffnung z. B. bei *W*, *Th*, *S* so eng ist, daß sie für die Abstimmung

---

[1]) Grundzüge der Mechanik der Konsonantbildung. Festschrift z. Feier des 50jährigen Bestehens der Med. Ges. zu Magdeburg, 1898. — [2]) Moleschotts Untersuchung. z. Naturk. 5, 1, 1858. — [3]) Nederl. Tijdschr. Geneesk., 1898.

des resonierenden Mundraumes praktisch fast als geschlossen gelten kann. Mit den Resonanten teilen diese Konsonanten auch die geringe Tragweite und Fülle, weshalb sie sehr selten zu Trägern des Silbenaccents werden. Man kann zwar Worte wie *Wrede* mit Ton auf dem *W* sprechen, doch ist es wenigstens in den germanischen Sprachstämmen meines Wissens nirgends üblich. *W* läßt sich auch mit leicht nasalem Klang sprechen.

3. Die diskontinuierlichen Stimmlaute (Zitterlaute).

Die mit dem Buchstaben *R* wiedergegebenen Zitterlaute sind nicht die einzigen diskontinuierlichen Stimmlaute, die erzeugbar sind. Eine rhythmische Unterbrechung des Schalles kann erfolgen: im Kehlkopf, zwischen weichem Gaumen und Zunge, zwischen hartem Gaumen und Zunge und an den Lippen. Der letzte der vier Laute, ein Schnurren mit etwa 30 Schwingungen pro Sekunde (Donders[1]) wird sprachlich nicht verwendet, der erste, das sogenannte Kehlkopf-*R*, ein knarrender Vokal, dialektisch als Ersatz für einen Vokal + *R*, so z. B. in plattdeutschen Dialekten in Worten wie K$\widehat{\mathring{a}a}$rl (= Karl), wobei das *R* in den Diphthong gewissermaßen hineingezogen wird. Andeutungen davon finden sich bei vielen Engländern und Deutschen, die in der Umgangssprache überhaupt kein eigentliches *R* bilden, sondern dieses entweder durch den erwähnten knarrenden Vokal oder durch einen dem hinteren *Ch* ähnlichen Reibelaut ersetzen. Diesen letzteren bilden die Dänen besonders scharf.

Der Streit darüber, welches der beiden *R* eigentlich das „richtige" sei, das uvulare oder das linguale, ist müßig, da die Entscheidung hier natürlich nur nach dem Majoritätsprinzip erfolgen könnte, nach dem wir z. B. das lispelnde *S* (Ersatz durch *Th*) als abnorm bezeichnen. Bezüglich des *R* überwiegt aber keine der beiden Bildungsarten so beträchtlich, daß danach entschieden werden könnte. Räumlich verbreiteter ist in Deutschland das uvulare *R*, während das Zungenspitzen-*R* als „dramatisches *R*" in der gewählten Sprache bevorzugt wird.

Die Entstehung des uvularen *R* kann man bei vielen Menschen leicht beobachten; die Zunge bildet eine mediane Rinne, in die sich das Zäpfchen legt, das nun beim Ertönen der Stimme in schwingende Bewegung kommt und den engen Zugang zum Rachenraum abwechselnd öffnet und schließt, während zu beiden Seiten die hochgewölbte Zunge und das herabgezogene Gaumensegel dauernd abschließen. Verglichen mit einer Zunge in einer Pfeife schwingt das Zäpfchen ausschlagend aufschlagend. Es ist eine passive Ventilsprengung[2]), bedingt durch den Luftdruck. Die Gaumen- und Uvulamuskulatur wirkt dabei nur insofern mit, als durch mehr oder weniger tiefes Niederdrücken des Gaumens die Länge des schwingungsfähigen Teiles und damit die Frequenz der Erzitterungen verändert wird. Die Frequenz schwankt bei mir etwa zwischen 10 und 16 pro Sekunde, während Hermann[3]) hauptsächlich Zahlen zwischen 30 und 40 angibt. Bei der beträchtlichen individuellen Verschiedenheit der Länge des Zäpfchens klingt auch das *R* sehr verschieden. Spricht man das *R* zwischen zwei Vokalen, so pflegt man, wenn

---

[1]) Over de tongwerktuigen van het stem en spraakorgan, Nederl. Arch. **1** (1876). — [2]) Vgl. hierzu Zwaardemaker, Het R-register, Ned. Tijdsch. Geneesk. 1898. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. **83**, 12, 1901.

man das *R* nicht besonders hervorheben will, es nur zu zwei bis drei Schwingungen kommen zu lassen (van Kempelen), bei Doppel-*R* zu etwas mehr.

Bei der so außerordentlich häufigen unvollkommenen Bildung des Uvula-*R* schwingt das Zäpfchen entweder überhaupt nicht, und es kommt dann nur zu einem Reibelaut, ähnlich dem hinteren *Ch* oder es kommt zu einigen wenigen nur angedeuteten Schlägen, offenbar mit unvollkommenen Schluß und infolgedessen zu einem begleitenden Reibelaut. Daß man trotzdem selbst in unbekannten Worten, die eine andere Person ausspricht, meistens dem *R*-Surrogat anhört, was es bedeuten soll, beruht darauf, daß die Gestalt des Resonanzraumes und damit auch der Mundton für *R* hinreichend charakteristisch und von der des *Ch* verschieden ist (s. unten S. 791).

Das Zungen-*R* geht weit weniger leicht in einen solchen rudimentären Laut über, schwankt aber in seiner Entstehungsweise bei verschiedenen Personen ebenfalls sehr. Das Vibrierende ist die Zungenspitze, die dabei gegen den harten Gaumen, den Alveolarfortsatz oder die Schneidezähne schlägt. Die Schwingungsfrequenz ist nach Hermanns Feststellung eher geringer als beim uvularen *R*, steigt übrigens bei forciertem *R*. Donders (l. c.), der die Schwingungszahlen zuerst graphisch bestimmte, fand, wenn er den *R*-Laut mit einem Phonautographen registrierte, ein periodisches An- und Abschwellen der Schwingungsgröße, also kein völliges Erlöschen des Stimmklanges. Der Kehlkopf tönt weiter auch während der Periode absoluten Mundschlusses. Wenn gelegentlich in Kurven eine anscheinend vollkommene Intermittenz gefunden wird (Hermann), so beweist das nicht ein völliges Erlöschen des Klanges.

Der Luftverbrauch bei der Bildung des *R* ist relativ gering, man kann daher bei geschlossenem Munde das uvulare *R* etwas länger aushalten als den Blählaut vor *B*, der mit jenem vergleichbar ist. Der Weg durch die Nase ist natürlich verschlossen, durch Hochziehung der oberen Teile des Velum und durch den Passavantschen Wulst. Wegen des geringen Luftaustrittes ist es auch möglich, bei der Bildung des Zitterlautes den Mund im vorderen Teile stark zu verengern, so daß die charakteristischen Zisch- und Reibegeräusche *F*, *W*, *S* und *Sch* gleichzeitig ertönen, und Kombinationen entstehen, wie sie in den slawischen Sprachen benutzt werden, zum Beispiel in dem tschechischen *ř*. Auch der Deutsche zieht übrigens zuweilen Zitter- und Reibelaut ineinander, z. B. bei Worten wie Wrangel. *W* und *r* können hierbei getrennt werden, es kann aber das Vibrieren des Zäpfchens schon während des *W* beginnen.

Eine eigenartige Klasse von Lauten steht mit den *R*-Lauten im linguistischen Zusammenhang, obgleich sie ihnen akustisch eigentlich sehr fern stehen. Wer, wie Verfasser, das Zungen-*R* nicht zu bilden vermag, kann in schneller Wortfolge das Zungen-*R* einigermaßen nachahmen durch einen einzelnen Schlag mit der Zungenspitze, die zuvor gegen den harten Gaumen gestemmt wurde und dann schnell nach vorn heruntergeklappt wird. Der entstehende Laut ist nach der Beschaffenheit des Klangraumes im Mund dem *R* und dem tiefen *L* verwandt, seiner Entstehung nach aber auch dem *D* verwandt, so daß sich in ihm die in deutscher klarer Aussprache so sehr verschiedenen drei Sprachlaute bewähren. Es ist der Laut, der im Japanischen für unser *L* oder *R* häufig substituiert wird, und der auch in vielen afrikanischen Sprachen *L* und *R* vertritt. Er ist auch mit dem schwedischen sogenannten „dicken *L*“ verwandt.

4. Die aphonischen Laute.

Über diese Laute, die in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt sind, sei hier nur das Folgende gesagt. Sie zerfallen in die aphonischen Dauergeräuschlaute und die Explosivlaute.

Lauttabelle II. Aphonische Konsonanten:

Dauergeräusche.	Explosivgeräusche.
Hauchlaute:	(Laryngealer Explosivlaut)
H, hinteres und vorderes *Ch*, *J* (span.).	Gutturaler „ *G K*,
Reibe- und Zischlaute:	Lingualer „ *D T*,
(*W*), *F*, *Th* (englisch), *S*, *Sch*.	Labialer „ *B P*,
Seitlicher Reibelaut:	(Pharyngonasaler „).
L	
Geflüsterte { Vokale, Nasalvokale, Resonanten.	

Intermittierende Geräusche:
R, *Rs*, *Rsch*, *Rw*

a) Die aphonischen Dauergeräuschlaute.

Die Geräusche definierte Helmholtz[1]) im Gegensatz zu den aus schnellen periodischen Bewegungen entstehenden Empfindungen als Schallempfindungen auf Grund nichtperiodischer Bewegungen. Diese Definition entspricht nicht der allgemeinen Auffassung. Einen zischenden, rasselnden oder hauchenden Laut nennen wir ein Geräusch, auch wenn seine Tonhöhe nicht unregelmäßige Schwankungen aufweist, wie es Helmholtz von einem Geräusch verlangte. Ich würde als charakteristisch für das Geräusch das sehr starke Zurücktreten des Grundtones, überhaupt das Fehlen einer leicht bestimmbaren Tonhöhe bezeichnen, gleichviel ob der Schwingungsvorgang periodisch ist oder nicht. Das Zischen ausströmenden Dampfes, das Rauschen eines Wasserfalles kann so gleichmäßig sein, daß man an der regelmäßigen Periodik nicht zweifeln kann. Trotzdem nennt man die Schalleindrücke Geräusche, ebenso wie die Dauergeräusch-Konsonanten *S*, *Sch* und *F*, für die Hermann die Periodik klar erwiesen hat. Es wäre gezwungen, wollte man diese Laute ihrer Periodik wegen unter die Klänge rechnen, während man ihnen eine für das Ohr erkennbare bestimmte Tonhöhe nicht zuschreiben kann. Auf das akustische Wesen dieser Laute wird weiter unten noch einzugehen sein, hier möchte ich nur motivieren, daß ich für sie die Bezeichnung Geräusch in Anspruch nehme, wie übrigens auch für die geflüsterten Vokallaute.

Die Zisch- oder Reibelaute *F*, *Th*, *S*, *Sch* lassen sich durch Veränderung der Mundstellung in lückenloser Reihe ineinander überführen, da sie auf gleiche Weise, durch Erzeugung einer hochgradigen Enge gebildet werden. Ähnlich wie der aus enger Öffnung tretende Dampfstrahl bei seiner plötzlichen Entspannung Luftwirbel und dadurch schnelle Schwingungen erzeugt, tut

[1]) Die Lehre von den Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 16. Braunschweig, Friedr. Vieweg u. Sohn, 1877.

es auch die Exspirationsluft, die beim *F* unter starkem, beim *V* oder stimmlosen *W* unter geringerem Druck die Lippenenge passiert. Es ist ganz derselbe Vorgang, wie wenn man durch ein enges Röhrchen bläst. Bedeutend geändert und verschärft wird das Geräusch, wenn der Luftstrom auf eine glatte, im Bereich der Luftwirbel scharfkantig begrenzte Fläche trifft, wie bei der Erzeugung des *S*. Hierbei wird im allgemeinen ein Luftstrom zwischen Zunge und Gaumen durch einen engen Kanal gepreßt und gegen die oberen Schneidezähne getrieben. Dadurch werden die Wirbelbewegungen modifiziert und verstärkt. Außerdem wird der kleine Hohlraum zwischen den Zähnen und der Zungen-Gaumenenge seinen hohen Eigenton dem Gesamtgeräusch beimischen. Das Vorhandensein solcher hoher Teiltöne läßt sich nach Hermanns Verfahren (s. u.) direkt nachweisen.

Die Bildung des Resonanzraumes im vorderen Teile des Mundes hat Grützner (l. c. S. 204) untersucht, indem er die Zunge mit Karmin oder Tusche bestrich, dann den betreffenden Laut bildete und nun feststellte, wo die Farbe am Mundhöhlendach abgedrückt war. Bei *S* legt sich der Zungenrand seitlich an den Alveolarfortsatz und die Zähne, nur im Bereich der oberen mittleren Schneidezähne bleibt ein Engpaß offen. Zwischen der Zungenspitze und der Fläche der einander genäherten Zähne liegt der kleine Schallraum. Enger ist der Kanal und noch kleiner der Resonanzraum beim scharfen *Th* oder ϑ der Neugriechen, während beim *Sch* die Enge weiter zurückliegt, nach Grützner etwa in der Verbindungslinie der ersten Molaren. Die Zunge liegt rechts und links breit dem Gaumen an und läßt in der Mitte den Kanal frei (bei mir liegt er in der Regel einseitig, hart neben dem Alveolarfortsatz). Der Schallraum bis zur Zahnreihe ist beträchtlich größer als beim *S*, das Geräusch klingt darum viel voller; auch klingt es „tiefer“ als beim *S*, obgleich eine charakteristische Tonhöhe nicht ohne Willkür herausgehört werden kann.

b) Die Explosivlaute.

Hermann unterscheidet, wie oben bemerkt, phonische Explosivlaute (*B*, *D*, *G*) von den aphonischen (*P*, *T*, *K*), eine Unterscheidung, die mir nicht richtig erscheint, da das Erklingen des Blählautes vor *B*, *D*, *G* nur eine Erleichterung für die richtige Erzeugung der „Media“ darstellt, nicht aber Bedingung dafür ist. Eine vollkommen richtige von der Tenuis scharf unterscheidbare Media kann ohne Blählaut gesprochen werden. Es gibt wichtigere Unterscheidungsmerkmale, wegen deren ich auf die phonetischen Werke, z. B. Sievers und den erwähnten gut orientierenden Artikel von Gutzmann „Über Media und Tenuis“ verweise.

Die Media ohne Blählaut wird im deutschen Sprachbereich besonders in Süddeutschland gesprochen; wenn manche norddeutsche Autoren angeben, die Unterscheidung zwischen Media und Tenuis sei in Süddeutschland unvollkommener, so kann ich dem nicht zustimmen, finde es vielmehr sachlich richtiger (wenn auch im Ausdruck nicht glücklich) wenn Brücke sagt, die Mediae (wie übrigens auch die Reibelaute *W*, *S*, *J*) würden in Süddeutschland und Österreich „mit Flüsterstimme“ gesprochen. Dadurch erscheint der süddeutsche Laut dem Norddeutschen ähnlich der Tenuis, er kann ihn nicht gut nachahmen; die Media *G* kann von den Norddeutschen östlich der Elbe und den Sachsen nur ein kleiner Teil ohne Mühe sprechen, die meisten erweichen den Laut zu einem *J* oder (wie in einzelnen Teilen

Ostpreußens) zu einem ganz weichen Kehlhauchlaut, ähnlich dem spanischen *J* oder sie verhärten ihn zu einer halben Tenuis, oder endlich sie bilden einen deutlichen Blählaut davon. Der Süddeutsche begnügt sich mit dem akustisch feineren Unterschied, der Norddeutsche legt mehr Wert auf die auch bei minder feinem Sprachgehör wirksame Scheidung der Laute.

Über die Art der Aufhebung des Mundverschlusses bei den Explosivlauten ist einiges vom physiologischen Standpunkt wichtige schon oben gesagt worden. Hier möge noch erwähnt werden, daß den Explosivlauten ähnliche und für sie substituierbare Laute auch am Schluß eines Vokals angehängt werden können, ohne daß ein Luftdurchbruch nach außen stattfindet. Schließen wir nach dem Vokal schnell die betreffende Enge im Stimmkanal, so hört man deutlich z. B. *ap*, *at*, *ak*, bei etwas anderer Zungenstellung auch *ab*, *ad*, *ag*. Es entsteht ein Knall mit charakteristischem Klang, die im Mund gespannte Luft entweicht fühlbar, aber meist nicht hörbar, nach innen, in die tieferen Teile des Stimmkanals.

Ein Explosivlaut, für den wir keine Buchstabenbezeichnung haben und der in der Tabelle S. 769 als pharyngonasaler bezeichnet ist, entsteht bei aktiv-passiver Verschlußlösung zwischen Gaumensegel und Pharynxwand. Man hört diesen Laut öfters isoliert gebildet bei Personen mit chronischem Schnupfen. Als üble Sprachgewohnheit findet man ihn häufig als Ersatz für *K* vor *N*, in Worten wie *Knochen*.

5. Die gegenseitige Beeinflussung der Stimmlaute.

Unmittelbar aufeinanderfolgende Laute beeinflussen sich in der Sprache häufig sehr merklich. Alle Stimmlaute haben ja eine ziemlich große Schwankungsbreite, innerhalb deren sie selbst beim Individuum variieren. Welche der möglichen Formen im einzelnen zur Anwendung kommen, hängt größtenteils von der Art der benachbarten Laute ab. In vielen Fällen ist hierbei die Bequemlichkeit maßgebend; man bringt z. B. bei Bildung eines aphonischen Dauergeräusches wie *F* oder *Ss* oder eines Explosivlautes diejenigen Mundteile, deren Gestalt nicht durch die Bildung jenes Geräusches in ganz bestimmter Weise festgelegt ist, häufig schon während der Konsonantbildung in die Stellung, die für den nachfolgenden Vokal zweckmäßig ist. Will man z. B. die beiden Silben *ti* und *tu* deutlich markiert sprechen, so schiebt man leicht bei *tu* die Lippen schon vor Bildung des *t* vor, wie es für deutliches *u* zu geschehen pflegt. Diese sogenannte Labialisierung der Konsonanten vor *u* lassen die Dänen besonders deutlich erkennen; sie ist nicht nur s i c h t b a r, sondern äußert sich auch in akustischen Unterschieden.

In der Lautgruppe des *Sch*, und mehr noch in der des *Ch* ist die Einwirkung benachbarter Vokale sehr ausgeprägt. Die meisten Deutschsprechenden bilden das *Ch* vor und nach *I* „vorn", vor und nach *A*, *O* usw. aber „hinten", und die Abweichung von dieser Regel bei vielen Schweizer-Deutschen, die auch bei *ich* und *chi* das *ch* hinten und tief sprechen, ist nur dadurch möglich, daß sie auch das *I* anders, tiefer, sprechen. Mit dem *I* des Reichsdeutschen läßt sich das tiefe *Ch* überhaupt nicht direkt verbinden, sondern wenn der Vokal nachfolgt, entsteht zwischen *Ch* und *I* eine kurze Pause, im um-

gekehrten Fall wird an das *I* ein zum *Ch* hinüberleitender tieferer, *A*-ähnlicher Vokal angeschlossen.

Hermann[1]) sagt, das vordere *Ch* scheine ihm akustisch mit geflüstertem *I* identisch. Das finde ich sehr treffend. Wenn man trotzdem nicht leicht beide Laute verwechselt, so kommt das daher, daß man das *Ch* mit anderem Einsatz zu beginnen pflegt.

Auch das *R* ist in seinem Klang ziemlich anpassungsfähig. (Vgl. hierzu unten S. 790.)

Zahlreich sind die Fälle, in denen ein Stimmlaut sich während seines Erklingens ändert, um die bequeme Überleitung zum nächsten Laut zu ermöglichen; das ist namentlich bei den Vokalen in den Diphthongen der Fall, hier springt nicht etwa der eine Vokal plötzlich in den anderen über, sondern dazwischen liegen Übergangslaute, wie sie sich aus dem oberen mitgeteilten Diagramm des Vokalsystems ergeben.

Unbesprochen bleiben hier die Lautverschiebungen, die in dem Ersatz eines Sprachlautes durch einen anderen bestehen; erwähnt sei nur, daß auch hierbei meistens Ersparnis an Bewegungen der Mundteile das leitende Prinzip darstellt. Hierher gehört z. B. der oben erwähnte Ersatz des *K* vor *N* durch den pharyngonasalen Explosivlaut.

XIII. Akustische Analyse der Stimmlaute.

1. Historisches über Vokaltheorien.

Die ersten Versuche, die Eigenart der einzelnen Vokalklänge verständlich zu machen, laufen darauf hinaus, für jeden Vokal eine charakteristische Tonhöhe festzustellen. Reyher, Hellwag, v. Kempelen, Kratzenstein u. a. weisen darauf hin, daß die verschiedenen Vokale, auch wenn sie auf demselben Ton gesungen werden, doch den Eindruck verschiedener Tonhöhe machen. Im einzelnen freilich gehen die Angaben auseinander, und nur darin sind alle Autoren einig, daß dem *I* ein hoher Stimmklang eigen ist. Näheres über diese ältere Literatur vergleiche bei Grützner in Hermanns Handbuch der Physiologie **1**, 170 ff.

Schon die genannten Autoren hatten den Wunsch, Vokale künstlich nachzuahmen. Bei Willis[2]), dessen Arbeit einen bedeutenden Fortschritt darstellt, tritt dieses Bestreben ebenfalls hervor. Willis armierte Zungenpfeifen mit Ansatzröhren verschiedener Länge, um bestimmte Obertöne zu verstärken. Die Röhren mußten für die Reihe der Vokale *U O A E I* immer kürzer gewählt werden und gaben die in der Tabelle auf nebenstehender Seite angegebenen Töne.

In weniger befriedigender, aber theoretisch noch interessanterer Weise erhielt Willis auch vokalähnliche Klänge, wenn er an ein rotierendes Zahnrad einen federnden Stahlstreifen andrückte, dessen freies Ende natürlich grobe Schwingungen, entsprechend der Zahl der in der Zeiteinheit vorbei-

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **83**, 25, 1901. — [2]) Ann. d. Phys. **24**, 397, 1832 u. Transact. Cambridge Phil. Soc. **3**, 231.

Tabelle 1 (nach Willis).

Vokal	Wie im Worte	Tonhöhe
o	no	c^2
â	nought	es^2
„	paw	g^2
a	part	des^2
„	paa	f^3
e	pay	d^4
„	pet	c^5
i	see	g^5

passierenden Zähne ausführte. Außerdem aber konnte die Feder noch die durch ihre eigene Beschaffenheit bestimmten Eigenschwingen ausführen, mit um so höherer Schwingungszahl, je kürzer der frei schwingende Teil ceteris paribus war. Zu dem kontinuierlichen Zahnradton tritt also ein in der Periode des Zahnradtones intermittierender, im allgemeinen wesentlich höherer Federton. Letzterer ist beim *U* relativ tief, steigt dann bis zum *I* beträchtlich. Dieser Zusammenklang der beiden Töne bedingt nach Willis den Vokalcharakter. Die Notwendigkeit, daß der Federton ein harmonischer Oberton des Zahnradtones sei, liegt, wie ersichtlich, nicht vor. In der Willisschen Auffassung haben wir somit die Hermannsche Formantentheorie schon in ihrem Kern vor uns, und Willis scheint mir der Wahrheit näher gekommen zu sein als Wheatstone[1]), der in seiner Kritik der Willisschen Versuche die Anschauung vertrat, daß durch Resonanz in der Mundhöhle ein für den Vokal charakteristischer Oberton verstärkt werde und daß das starke Hervortreten eines solchen Obertones das Wesen des Vokalklanges bedinge. Hier haben wir den Grundgedanken vor uns, den Helmholtz später zu einer Theorie ausbaute, unter Übernahme der, wie man jetzt annimmt, irrigen Voraussetzung, daß der charakteristische Vokalton ein harmonischer Ton des Grundtones sein müsse. Andererseits hat Wheatstone das Verdienst, auf die Abstimmung der Mundhöhle als Resonator für bestimmte Töne zuerst nachdrücklich hingewiesen zu haben.

Die Mundhöhlenresonanz und die Möglichkeit, den Mundresonator durch die Flüsterstimmluft anzublasen, hat sodann Donders[2]) genauer studiert. Donders hörte aus dem Klange geflüsterter Vokale bestimmte Töne heraus,

---

[1]) The London and Westminster Review, 1837, Oct. 27. — [2]) Arch. f. d. holländ. Beiträge f. Natur- u. Heilkunde, herausgeg. von Donders u. Berlin **1**, 157, 1857. Ähnliche Beobachtungen übrigens schon bei Grassmann, Progr. d. Stettiner Gymnasiums 1854, Ann. d. Phys. N. F. **1**, 606, 1877. Helmholtz erwähnt eine Anzahl älterer Arbeiten, in denen den Dondersschen ähnliche, unvollkommenere Beobachtungen mitgeteilt werden: Samuel Reyher, Mathesis mosaica, Kiel 1619; Chr. Hellwag, De formatione loquelae, Dissert. Tübingen 1780; Flörke, Neue Berliner Monatsschrift, Sept. 1803, Febr. 1804; Olivier, Orthoepographisches Elementarwerk **3**, 21, 1804. Von neueren, von mir nicht im einzelnen zitierten Arbeiten seien noch diejenigen von Lloyd genannt: Journ. of Anat. and Physiol. **31**, 233, 1896; Proc. Roy. Soc. Edinburgh **22**, 97, 1898; Zeitschr. f. neusprachl. Unterricht von Viëtor, 1897; Speak sounds, Phonetische Studien **3** bis **5**, Marburg 1890 bis 1892.

so für *U* das f^1, für *Ü* das a^1 usw. Davon, daß in dem Flüsterklang der Vokale wirklich eine bestimmte Tonhöhe maßgebend ist, überzeugt man sich, wie später Grützner angegeben hat, sehr gut, indem man sich bemüht, im Flüsterton unter Beibehaltung eines bestimmten Vokalklanges die Tonleiter in die Höhe zu singen. Es gelingt durchaus nicht, sondern wenn der Vokal derselbe bleibt, bleibt auch die Tonhöhe fast ungeändert. Am auffallendsten ist der Versuch, wenn man zuhört, wie ein anderer sich bemüht, die Tonhöhe ohne den Vokal zu ändern. Grabow[1]) hat schon im Jahre 1875 darauf hingewiesen, wie schwer es ist, auf einen bestimmten Text die Melodie flüsternd zu singen. Ich finde das tatsächlich unmöglich und kann wirkliche melodische Tonhöhenänderungen im Flüsterton nur durch Wechsel der Vokale markieren.

Die Bestimmung absoluter Tonhöhen an geflüsterten Vokalen erscheint mir mit außerordentlichen Fehlerquellen behaftet; man ist namentlich bei Beobachtungen an sich selbst der Autosuggestion sehr ausgesetzt, und ein ungeübter Beobachter kann leicht glauben, auf den Vokal *A* im Flüsterton eine Melodie singen zu können. Er fühlt die wechselnden Kehlkopfstellungen, ein Zuhörender aber hört nur immer denselben Laut.

Helmholtz hat die Donderssche Flüstermethode ebenfalls angewandt und mit anderen Methoden kombiniert, Prüfung der Mundhöhlenresonanz bei Vorhaltung von Stimmgabeln und (für die Vokale *Ü* und *Ö*) Überführen des Mundtones in einen richtigen Pfeifton. Die Tonhöhen nach Donders und Helmholtz differieren recht merklich, wie die Tabelle 2 zeigt.

Tabelle 2.

Vokal	Tonhöhe	
	nach Donders	nach Helmholtz
U	f^1	f
O	d^1	b^1
A	b^1	b^2
Ö	g?	cis^3
Ü	a^2	g^3—a^3
E	cis^3	b^3
I	fis^3	d^4

Die Differenzen, die annähernd eine Oktave betragen, führte Helmholtz auf Irrtum über die Oktavenlage bei Donders zurück, er hat indessen, wie aus der gleich zu erwähnenden, unter seiner Leitung ausgeführten Arbeit Auerbachs hervorgeht, später andere Tonhöhen anerkannt und speziell statt des tiefen, offenbar unrichtig bestimmten f (für Vokal *U*) das höhere f^1 gesetzt. Natürlich spielen, wie schon verschiedentlich hervorgehoben wurde, individuelle Unterschiede eine große Rolle, auch die Nationalität des Sprechenden. So findet Helmholtz neben seinem *A* mit dem charakteristischen

[1]) Herrigs Arch. **54**, 367, 1875, und Die Musik in der deutschen Sprache, Leipzig 1879 (zitiert nach Grützner).

Ton b^2 für das schärfere *A* der Engländer und Italiener d^3, also um eine Terz höher.

Für die Vokale *Ä*, *E* und *I* fand Helmholtz zwei charakteristische Töne, einen ziemlich tiefen und einen sehr hohen, entsprechend der Zerlegung der Mundhöhle in zwei getrennt mitschwingende Resonanzräume (s. o. S. 763). Bei *I* entspricht dem hohen Ton der enge Kanal zwischen Zunge und hartem Gaumen, dessen Länge etwa 6 cm beträgt. Eine offene Pfeife dieser Länge würde angeblasen den Ton e^4 geben, was mit der Helmholtzschen Bestimmung des d^4 als charakteristischer hoher Ton des *I* recht gut stimmt.

Das wichtigste Ergebnis der Helmholtzschen Untersuchungen ist die Erkenntnis des Vorhandenseins bestimmter charakteristischer Töne in jedem Vokalklang, die von der Tonhöhe des Grundtons, auf den der Vokal gesprochen oder gesungen wird, unabhängig ist[1]), dagegen sich mit der Änderung des Vokalcharakters sofort ändert.

Klarer und bestimmter als seine Vorgänger auf diesem Gebiete stellt Helmholtz die Frage: Ist der Vokalcharakter bedingt durch das relative Hervortreten bestimmter Obertöne, deren Ordnungszahl in der Reihe der Partialtöne für jeden Vokal charakterisierend ist? — oder sind es Töne von bestimmter, für jeden Vokal charakteristischer absoluter Tonhöhe, die für den Klangeindruck maßgebend sind? Helmholtz betonte das absolute Moment als für den Vokalcharakter entscheidendes, gegenüber der Bedeutung des relativen Moments für die Klangfarbe verschiedener Klänge, Instrumente und Stimmen. Sein Schüler Auerbach[2]) vertrat indessen, ebenfalls hauptsächlich auf der Resonatorenmethode fußend, die Anschauung, daß sowohl das absolute wie das relative Moment eine wichtige Rolle spielen. Auf die von Auerbach angegebenen charakteristischen Tonhöhen komme ich unten noch zurück. Auf die Einzelheiten seiner Untersuchung einzugehen, kann ich mir um so eher ersparen, als Grützner den wesentlichen Inhalt des experimentellen Teiles seiner Arbeit sehr eingehend in Hermanns Handbuch wiedergegeben hat.

Auerbachs Versuche sind für mich nicht überzeugend. Sie basieren auf der Schätzung der relativen Intensität, mit der verschiedene Partialtöne die Königsche Resonatorenreihe erregen. Wer mit Resonatoren gearbeitet hat, wird zugeben, daß solche Schätzungen nur sehr bedingten Wert haben. Außerdem sprechen die Resonatoren auf eine so erhebliche Zahl von Tönen an, und die Maximalresonanz ist so unsicher zu bestimmen, daß Schlüsse wie die Auerbachschen, in denen noch dazu eine ganze Anzahl sehr verschieden beurteilbarer Voraussetzungen stecken, keine bindende Kraft haben können. Der aufgewandte mathematische Apparat steht hier zur Genauigkeit der Beobachtungen in einem entschiedenen Mißverhältnis.

Etwas später suchte Auerbach die charakteristischen Mundhöhlentöne durch Perkussion des Kehlkopfes bei den den einzelnen Vokalen entsprechenden Mundstellungen festzustellen. Seine Ergebnisse siehe unten in der Tabelle auf S. 782.

---

[1]) Daß diese Unabhängigkeit keine allgemeine und absolute sein kann, darüber vgl. unten S. 789. — [2]) Pogg. Ann. d. Phys. u. Chem. 8, Ergänzungsband (1878) und Zeitschr. f. franz. Sprache u. Literatur 16.

Auerbach scheint sich hierbei ausschließlich oder überwiegend auf Versuche an sich selbst zu stützen, deren Wert ebenfalls ein etwas zweifelhafter ist. Auch hier kommt der oben erwähnte zwingende Einfluß der Vorstellung in Betracht, die man von der eingenommenen Mundstellung hat. Damit die Versuche überzeugend wären, müßten sie von zwei Personen angestellt werden, von denen die eine den erzeugten Klang zu beurteilen hat, ohne zu wissen, welche Vokalbildung die andere Versuchsperson intendiert. Ich habe früher geglaubt, bald die Donders schen, bald die Helmholtz schen oder Auerbach schen Versuche bestätigen zu können, bin aber davon namentlich hinsichtlich der letzteren ganz abgekommen. Sobald man sich vor Selbsttäuschung hinreichend schützt, sind die Versuche nicht überzeugend. Man kann wohl durch Klopfen am Kehlkopf bei verschiedenen Mundstellungen einen Tonhöhenwechsel merkbar machen, aber erstens ist seine quantitative Beurteilung sehr ungenau, und zweitens ist die Oktavenlage bei diesen geräuschartigen Lauten sehr unsicher bestimmbar. Am ausgeprägtesten sind noch die Tonhöhenänderungen bei Perkussion der Backe, wo der Unterschied zwischen *U*, *O*, *Å* und *A* deutlich ist, eine absolute Höhenangabe aber auch nur sehr willkürlich bleibt.

Was die bisher erwähnten Untersuchungen Positives ergaben, das war vor allem der deutliche Hinweis auf das Vorhandensein bestimmter für die einzelnen Vokale charakteristischer Töne, die von der Stellung der Sprachwerkzeuge abhängig, von der absoluten Tonhöhe des tiefsten im Klange enthaltenen Partialtones aber in weitgehendem Maße unabhängig sind. Das war namentlich den Arbeiten von Donders und Helmholtz zu entnehmen. Aus den Versuchen von Willis ergab sich schon der Hinweis auf intermittierendes oder remittierendes Auftreten der charakteristischen Töne. Aus Auerbachs Untersuchungen kann als vielleicht richtig der Hinweis auf eine gewisse Bedeutung des relativen Moments neben dem absoluten entnommen werden. Bezüglich der Einzelheiten, namentlich der absoluten Tonhöhen sind alle genannten Untersuchungen zufolge ihrer Methodik unbefriedigend.

2. Phonautographische Untersuchungen.

Bessere Erfolge waren von einer graphischen Methode zu erwarten, die denn auch in der Folge in verschiedensten Formen angewandt wurde.

Die erste derartige Vorrichtung, die zunächst zu anderen akustischen Zwecken konstruiert wurde, ist der Phonautograph von Scott u. König. Eine Membran aus Gummi oder Goldschlägerhäutchen schreibt mittels einer Borste auf einem berußten Zylinder ihre Schwingungen auf. Der große ellipsoidische Schallbecher aus Gips (später paraboloidisch aus Metall), sowie die Qualität der Membran mußten bestimmte Eigentöne des Apparates begünstigen und ihn zu feineren, namentlich quantitativen Untersuchungen ungeeignet machen.

Donders[1]) hat als erster mit dem Phonautographen Vokalklänge graphisch aufgenommen.

Einen anderen Phonautographen mit größeren Hebelexkursionen benutzte Schneebeli[2]). Jenkin und Ewing[3]), Lahr[4]) und Fick[5]) ließen durch

---

[1]) Ann. d. Phys. 123, 527, 1864. — [2]) Arch. scienc. phys. et nat. 63, 79, 1868. — [3]) Nature 17, 384, 1878; Transactions Roy. Soc. Edinburgh 28, 745, 1879. — [4]) Wied. Ann. 27 (1886). — [5]) Beiträge z. Physiol. Festschr. f. Ludwig, Leipzig 1887.

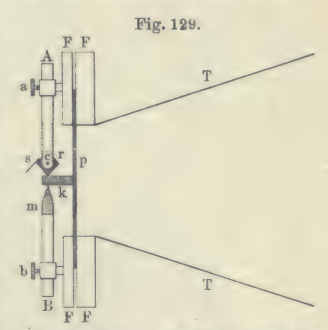
lange Hebel die Eindrücke im alten Edisonschen Phonographen in stark vergrößertem Maßstabe auf eine Schreibfläche zeichnen, erhielten aber keine brauchbaren Resultate.

Der beste der direkt schreibenden Apparate ist der Sprachzeichner von Hensen[1]), der bei den Versuchen von Wendeler[2]), Martens[3]) und Pipping[4]) Verwendung fand.

Charakteristisch für den Apparat ist die trommelfellförmig gespannte kleine, stark gedämpfte Membran, die ihre Schwingungskurven mittels einer Diamantspitze in Glas ritzt. Die weitgehende Dämpfung verhindert störende Eigenschwingungen, bedingt aber auch eine geringe Empfindlichkeit, also sehr kleine Kurven. Eigene Erfahrungen über das Instrument habe ich nicht.

Zu hoher Vollkommenheit wurde die Phonautographie durch Hermann[5]) gebracht, der an Stelle eines zeichnenden Hebels einen auf bewegter photographischer Platte registrierenden Lichtstrahl anwandte. Die Schallschwingungen wurden von einer stark gedämpften Resonanzplatte, z. B. aus Glimmer, aufgenommen und deren oszillierende Bewegungen auf ein Spiegelchen übertragen, das ein schmales Strahlenbündel reflektierte. Samojloff[6]) hat eine im Prinzip sehr ähnliche Vorrichtung beschrieben, die als besonders geeignete schwingende Membran eine dünne Korkscheibe enthält. Die Fig. 129 zeigt die Anordnung des Samojloffschen Apparates, der sich auch mir sowohl zur Demonstration der Vokalkurven vor großem Auditorium, wie auch zur photographischen Registrierung sehr bewährt hat. Zu ersterem Zweck läßt man den von dem schwingenden Spiegelchen reflektierten Lichtstrahl auf einen rotierenden Königschen Spiegel fallen und von diesem auf eine weiße Wand reflektieren. An geeigneter Stelle wird eine schwache Konvexlinse eingeschaltet, die die möglichst punktförmige Lichtquelle auf der Wand abbildet[7]).

Fig. 129.



Apparat zur Projektion und Registrierung der Stimmschwingungen, nach Samojloff.

Hermann[8]) verwandte späterhin ein indirektes Verfahren zur phonophotographischen Untersuchung; er ließ die Schwingungen zunächst von einem Phonographen aufnehmen, dann aber, statt die Töne in gewöhnlicher Weise zu reproduzieren, ein kleines Glasknöpfchen in der eingegrabenen Furche schleifen, welches seine Bewegungen wiederum durch ein Gelenk auf ein kleines Spiegelchen übertrug. Letzteres lenkte einen Lichtstrahl auf die photographische Platte. Ein Hauptvorzug des Verfahrens liegt darin, daß

---

[1]) Zeitschr. f. Biol. 23, 28. — [2]) Ebenda 23. — [3]) Ebenda 25. — [4]) Ebenda 27, 31. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 582, 1889; 47, 44, 1890. — [6]) Ebenda 78, 1, 1899. — [7]) Das Prinzip dieser Registriermethode wandten schon Rigollot und Chavanon an (Kollodiummembran, Spiegel an Kokonfaden befestigt), Journ. de physique (2) 2, 553, 1883. Lebedeff (Journ. d. russ. phys.-chem. Ges. 26, 290, 1894) empfahl die Korkmembran. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. 53, 58.

man die Phonographenwalze bei der Übertragung der eingegrabenen Kurve auf die lichtempfindliche Platte viel langsamer rotieren lassen kann als bei der Aufnahme, wodurch das gleitende Glasknöpfchen den Unebenheiten der Furche genauer folgen kann als bei schnellem Gang.

Über die Analyse der so gewonnenen Kurven s. unten S. 780.

Die von Scripture[1]) verwendete Maschine zur vergrößerten Nachzeichnung der Grammophonglyphik ist zur feineren Analyse ungeeignet, da Massen von erheblicher Größe, durch mehrere metallische Gelenke verbunden, bei ihr in Bewegung gesetzt werden und damit die Vorzüge der Hensenschen und Hermannschen Methode preisgegeben werden. Höchstens zur Untersuchung der Stimmhöhe und des Accents eignet sich Scriptures Apparat.

Boeke[2]) hat die im Phonographenzylinder eingegrabenen Furchen, die perlschnurartig aussehen, mikroskopisch untersucht und die Breite der Eindrücke gemessen, die der Schreibstift erzeugt, und konnte, da die Breite in gesetzmäßiger Beziehung zur Tiefe der Eindrücke steht, die Ordinatenhöhen der Schwingungskurve einigermaßen genau ermitteln. Sehr exakt ist die Methode indessen nicht.

Raps[3]) hat in interessanter Weise die Verdichtungswellen in der schwingenden Luftsäule direkt registriert, ohne eine Membran zur Mitschwingung zu bringen. Er teilte ein Strahlenbündel in eine Portion, die durch ruhende Luft ging, und eine zweite, die eine Luftschicht passierte, in welcher die Schallwellen abwechselnd Verdichtung und Verdünnung erzeugten. Beide Portionen wurden auf denselben Punkt einer bewegten photographischen Platte gelenkt und zeigten Interferenz, sobald Schallschwingungen in der zweiten Luftschicht entstanden. Auf diese Art konnten auch Kurven der Vokale *A*, *O*, *U* gewonnen werden.

Anhangsweise seien hier noch die Königschen empfindlichen Flammen[4]) erwähnt, die vielfach zur Untersuchung von Schallschwingungen gedient haben. Die häufig gebrauchten Bezeichnungen „manometrische Kapsel" und „Manometerflammen" sind falsch, da die Flammenmethode nicht den in der Gaskapsel herrschenden Druck direkt registriert, sondern die Ausströmungsgeschwindigkeit des Gases, deren Abhängigkeit vom Druck bei schnellem Wechsel des Druckes und enger Brenneröffnung eine komplizierte wird. Auf die Konstruktion der Gaskapseln im einzelnen näher einzugehen, erübrigt sich hier [vgl. Nagel, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1905, Suppl. 77]. Die Beobachtung der Flammenoszillationen erfolgt entweder subjektiv im Königschen Drehspiegel oder objektiv mittels der Photographie (Marage[5]), Samojloff[6]). Die Brauchbarkeit der Methode ist beschränkt, weil die Flammenkurven, wie ich (l. c.) gezeigt habe, den Bewegungsvorgang der schwingenden Membran schon bei mäßigen Frequenzen entstellt wiedergeben. Nützlich kann die Methode dagegen sein, um zu zeigen, wie bedeutende Verschiedenheiten der Flammenkurve überhaupt bei verschiedener Klangfarbe erhalten werden können. Besonders anschaulich ist diese Demonstration, wenn man die Paukenhöhle eines frischen Hammelkopfes in eine Gaskammer verwandelt und

---

[1]) A new machine for tracing speech curves, Amer. Journ. f. Science 15 (1903); Med. Record 1903; Ostwalds Ann. d. Naturphilosophie 4, 28. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 50, 297, 1891. — [3]) Wied. Ann., N. F. 50, 193, 1893. — [4]) Ann. d. Phys. 146, 161, 1822. — [5]) Étude de cornets acoustiques par la photographie des flammes de König, Paris (Masson); Journ. de physique (3) 7, 131 u. 449, 1898; Compt. rend. 128, 425 u. 689, 1899. — [6]) Arch. f. d. ges. Physiol. 78, 23, 1899.

gegen das Trommelfell singt[1]). Die Hauptbedeutung der Methode liegt aber in der Kombination der Gaskapsel mit Resonatoren, wodurch es möglich wird, die Entstehung von Schwingungen in solchen dem Auge sichtbar und auch einigermaßen nach ihren Intensitätsverhältnissen abschätzbar zu machen. So lassen sich z. B. die Obertöne eines Klanges veranschaulichen.

Eine hübsche Modifikation des Verfahrens, die für gewisse Zwecke nützlich sein kann, hat Marbe[2]) angegeben. Er läßt einen bewegten Papierstreifen von der Flamme berußen. Bei jeder Oszillation der Flamme entsteht ein Rußringel. Zu arger Verwirrung hat die Flammenmethode in den Händen von Marage (l. c.) geführt. Samojloff[3]) hat den Wert dieser Untersuchungen hinreichend beleuchtet.

3. Hermanns Vokaltheorie.

L. Hermann[4]) vertritt auf Grund vieljährigen, nach den verschiedensten Methoden durchgeführten Studiums der Vokalklänge folgende Anschauung: In jedem Vokalklange ist ein oder sind mehrere charakteristische Töne, die „Formanten", enthalten, deren Höhe von der Höhe des Grundtones, auf den der Vokal gesungen oder gesprochen wird, unabhängig ist. Die Formanten sind nicht notwendig harmonische Obertöne des Grundtones, können aber mit solchen gewissermaßen zufällig zusammenfallen. Sie verdanken ihre Entstehung der für die einzelnen Vokale charakteristischen Gestalt des Ansatzrohres. Die in der Mundhöhle bzw. in einzelnen Abteilungen derselben enthaltene Luft wird durch den Strom der Stimmluft in ihre durch Größe und Gestalt des Raumes bedingten Eigenschwingungen versetzt und somit zum Tönen gebracht. Da aber die Intensität des anblasenden Luftstromes in der Periode des Grundtones regelmäßig wechselt, wegen der abwechselnden Öffnung und Schließung der Glottis, treten auch die Mundtöne (mit anderen Worten die Formanten) in der Periode des Grundtones intermittierend oder doch remittierend auf, und zwar in jeder Stimmperiode neu einsetzend.

Die Annahme periodisch auftretender charakteristischer Töne hat Hermann mit Willis gemein, die Auffassung der charakteristischen Töne als durch Anblasen der Eigentöne des Mundes bedingte mit Wheatstone, Donders und Helmholtz. Nichtsdestoweniger kann und muß man von der „Hermannschen Formantentheorie" sprechen, da erst in der Hand dieses Forschers das Tatsachenmaterial sich zu einem Ganzen, einer gut fundierten und durchgearbeiteten Theorie zusammenschloß.

Die Theorie fußt auf den Vokalkurven, die Hermann nach den oben beschriebenen beiden Verfahren erhielt, und wird gestützt durch synthetische Versuche und den unten zu erwähnenden Phonographenversuch. Pippings Versuche, obwohl in den Einzelheiten der Ergebnisse von den Hermannschen abweichend, bestätigen doch ebenfalls die Grundtatsache der von der Tonhöhe des Grundtones unabhängigen Lage der charakteristischen Töne.

Die Analyse der Vokalkurven, d. h. ihre Zerlegung in Partialtöne kann in verschiedener Weise erfolgen. Setzt sich, wie bei den Kurven für *I* und *E*, auf die Schwingung eines tieferen Tones eine besonders ausgeprägte

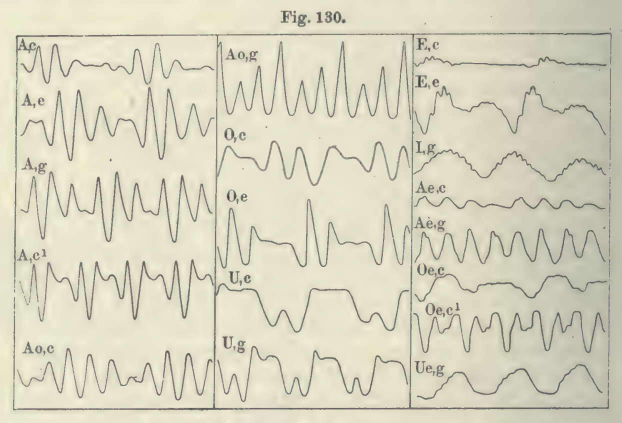
---

[1]) Exner, Arch. f. d. ges. Physiol. 13 (1876); Nagel u. Samojloff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898. — [2]) Physikal. Zeitschr. 7, 543, 1906. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. 78, 23 u. 31, 1899. — [4]) Ebenda 47 (1890).

Schwingung eines viel höheren Tones in feinen Wellen oder Zäckchen auf (s. Fig. 130), so läßt sich die Zahl der auf eine Grundtonperiode kommenden kleinen Wellen im allgemeinen auszählen, und man findet damit die Schwingungszahl des hohen charakteristischen Tones.

Jede periodische Schwingung kann man in bekannter Weise in eine mehr oder weniger große Zahl von Sinusschwingungen zerlegen, die den harmonischen Obertönen der Grundtonschwingung entsprechen. Bei Wellenformen, wie sie z. B. Hermann bei *A* und *O* erhielt, kann man durch Ausmessen einer genügend großen Zahl von Ordinaten und Einführen der Werte in die Fouriersche Reihe eine Anzahl von Größen finden, die die Stärke angeben, mit der die einzelnen Partialtöne in dem Gesamtklange vertreten sind. (Über praktische Erleichterung der Berechnung vgl. Hermann, Arch. f. d. ges.

Fig. 130.



Vokalkurven nach L. Hermann.

Physiol. 47, 51, 1890.) Je größer die Zahl der gemessenen Ordinaten ist, desto größer die Genauigkeit. Kurven mit vielen kleinen Zacken, wie die *I*-Kurven, lassen sich nicht genau in dieser Weise ausmessen.

Diese Art der Analyse kann nur die wahren Obertöne eines Klanges zum richtigen Ausdruck bringen. Ist in einem Klange ein zum Grundton nicht harmonischer Ton enthalten, so kann dessen Schwingungszahl und Amplitudengröße durch die Analyse nicht gefunden werden, sondern seine Gegenwart äußert sich in der Rechnung dadurch, daß die in der Schwingungszahl nächstbenachbarten Partialtöne mit größeren Amplituden figurieren, als sie ihnen den wahren Verhältnissen nach zukommen. Eine Anschauung, wie die Amplitudenverhältnisse sich bei dieser Art darstellen, gibt die Tabelle 3 auf S. 781, auf Grund deren der charakteristische Ton für den Vokal *A* sich als zwischen e_2 und g_2 liegend ergibt[1]). Die Tabelle gibt für die im ersten

[1]) Ich wähle absichtlich ein Beispiel aus der klassischen ersten Publikation Hermanns vom Jahre 1890, wenn auch das Ergebnis der späteren Kurvenanalysen

Stabe stehende Stimmnote das Intensitätsverhältnis der Partialtöne bis zum zehnten an. Die am stärksten hervortretenden sind durch fettere Lettern gekennzeichnet.

Tabelle 3. — Vokal A. (Nach Hermann.)

Note	Ordnungszahl der Partialtöne									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
G . .	—	—	—	—	—	0,12 d^2	**0,37** $< f^2$	**0,42** g^2	0,11 a^2	0,12 h^2
A . .	—	—	—	—	0,13 cis^2	**0,30** e^2	**0,33** $< g^2$	0,10 a^2	0,09 h^2	0,08 cis^3
H . .	0,05 *H*	—	0,09 fis^1	0,22 h^1	**0,37** dis^2	**0,45** fis^2	0,10 $< a^2$	0,15 h^2	—	—
c . .	0,11 *c*	—	—	0,19 c^2	**0,54** e^2	**0,38** g^2	0,16 $< ais^2$	0,09 c^3	0,10 d^3	—
d . .	—	—	—	**0,29** d^2	**0,52** fis^2	0,08 a^2	0,18 $< c^3$	—	0,06 e^3	—
e . .	—	—	0,13 f^1	**0,55** e^2	**0,28** gis^2	0,24 h^2	0,07 $< d^3$	—	—	—
fis . .	—	—	**0,30** cis^3	**0,61** fis^2	0,07 ais^2	0,11 cis^3	0,11 $< e^3$	—	—	—
g . .	0,11 *g*	—	**0,39** d^2	**0,55** g^2	0,21 h^2	0,11 d^3	0,08 $< f^2$	—	—	—
a . .	—	—	**0,71** e^2	0,18 a^2	0,18 cis^3	0,09 e^3	—	—	—	—
h . .	—	—	**0,74** fis^2	0,17 f^2	0,13 dis^3	—	—	—	—	—
c^1 . .	—	**0,41** c^2	**0,54** g^2	**0,40** c^3	0,11 e^3	—	—	—	—	—
d^1 . .	—	**0,71** d^2	**0,31** a^2	0,26 d^3	—	—	—	—	—	—

Tabelle 4. — Vokal *A*.

Stimmnote	Formant	
	Schwingungszahl	Note
G 98	756	$> fis_2$ (740)
A 110	717	$> f_2$ (698,5)
H 123,5	708	$> f_2$ (698,5)
c 130,8	698	f_2 ——
d 146,8	710	$> f_2$ (698,5)
e 164,8	781	$< g_2$ (784)
fis 185	725	$< fis_2$ (744)
g 196	714	$> f_2$ (698,5)

ein wenig abweichende Resultate ergibt. Am Prinzip der Sache ändert das nichts. Die Formanthöhen, wie sie von Hermann in der neuesten Auflage seines Lehrbuches gegeben werden, sind in der Tabelle 5 auf S. 782 zu finden.

Tabelle 5.

	Donders	Helmholtz	König	Auerbach (Perkussion)	Hermann 1890	Pipping Verstärkungsgebiete	Hermann 1905 (lange Vokale)	Boeke	Samojloff
A	b^1	b^2	b^2	f^2	e^2—gis^2	bei gis^2 und dis^3	Mitte der 2. Oktave	c^3—cis^3	g^2—a^2
E	cis^3	$f^1 b^3$	b^3	g^1—a^1	h^3—c^4	„ fis^3 „ cis^4	Anfang der 2. und Ende der 3. Oktave	$< f^4$	h^1—cis^2, h^3—cis^4
I	f^3	$f d^4$	b^4	f^1	d^4—g^4	„ d^1 „ cis^4	erster Teil der 4. Oktave	$> d^4$	c^1—g^1, c^2—e^2, d^4—e^4
Ö	d^1	b^1	b^1	a^1	d^2—e^2	„ g^1	erster Teil der 2. Oktave	$> c^2$	h^1—cis^2
U	f^4	f	b	f^1	c^2—d^2	„ d^1 bis f^1	erster Teil der 1. und der 2. Oktave	$< d^2$	c^1—g^1, c^2—e^2

Eine weit einfachere Berechnungsweise für die Schwingungszahl der Formanten ist die schon oben erwähnte und von Hermann sogenannte Proportionalmessung. Ist n die Schwingungszahl der Stimmnote, L die Länge einer ganzen Grundtonschwingung, l diejenige einer ganzen kleinen (Formant-)Schwingung, so ist die gesuchte Schwingungszahl der letzteren

$$x = \frac{L}{l} n.$$

Ich gebe in Tabelle 4 die Resultate der Proportionalmessung von derselben A-Kurve Hermanns, deren Fourier-Analyse in Tabelle 3 wiedergegeben ist (siehe vorige Seite).

Die gute Übereinstimmung beider Rechnungsweisen liegt auf der Hand. Ein Vorteil der Proportionalmessung ist, daß sie auch unharmonische Teiltöne erkennen läßt, ein Nachteil, daß sie im allgemeinen nur einen charakteristischen Ton ergeben kann.

Gegen die Hermannsche Auffassung vom Wesen der Vokale haben sich Hensen (l. c.) und besonders Pipping (l. c.) ausgesprochen, teils auf Grund theoretischer Überlegungen, teils unter Verwertung der Pippingschen Versuche an Hensens Sprachzeichner. Pipping bestreitet die Selbständigkeit der Formanten und das Vorhandensein zur Stimmnote unharmonischer Töne im Vokalklang. Er konnte solche allerdings, da er seine Kurven mit der Fourier-Analyse untersuchte, nicht finden. Pipping nimmt, wie Helmholtz, statt der festen Formanten „Verstärkungsgebiete“ an, die für jeden Vokal

charakteristisch sind und einen Umfang von einer Oktave und darüber haben sollten. Die Lage dieser Verstärkungsgebiete ist aus Tabelle 5 ersichtlich. Pipping schließt sich Helmholtz auch in der Annahme an, daß bei den einzelnen Vokalstellungen der Stimmorgane Obertöne wechselnder Ordnungszahl, je nach der Stimmnote, in das Verstärkungsgebiet hineinfallen.

Hermann hat gegen diese Auffassung gewichtige Bedenken erhoben. Die Existenz der hohen Töne in *I* und *E* ist unbezweifelt. Wollte man aber den Formanten f^4 des *I* als verstärkten Partialton betrachten, so käme man beim Singen des *I* mit einer Baßstimme auf die Note *G* auf den 28. bis 29. Partialton und selbst bei *g* noch auf den 14. Partialton. Das Vorhandensein von Obertönen solcher Ordnungszahlen ist überhaupt im Stimmklange nicht mehr nachweisbar; und doch ist der *I*-Klang auch auf den tiefen Noten deutlich zu singen.

Auf die umfangreiche Debatte zwischen Hermann und Pipping hinsichtlich anderer Einzelheiten einzugehen, scheint mir hier um so weniger nötig, als die beiden Autoren auf verschiedenen Wegen doch zur Annahme sehr ähnlicher Lage der charakteristischen Töne im Vokalklange kommen und als gemeinsames Resultat ihrer Arbeiten sich die Bestätigung der Donders-Helmholtzschen Behauptung der konstanten absoluten Höhenlage der Formanten ergibt. Auf eine meines Erachtens notwendige Einschränkung bzw. Korrektur dieser Behauptung komme ich weiter unten (S. 789).

Eine eingehende vergleichende Würdigung der Verdienste von Hermann und Pipping um die Vokalforschung ist an dieser Stelle natürlich nicht möglich. Erwähnt sei, daß manche wichtige Tatsachen von beiden Autoren selbständig gefunden worden sind, bei einzelnen, wie der Feststellung der kleinen Zäckchen auf der Schwingungskurve des *I*, gebührt Pipping die Priorität der Publikation. Die Darstellungen dieses Autors enthalten übrigens einige Irrtümer und Mißverständnisse, die nachträglich zum Teil berichtigt wurden. Die Hermannsche Vokalforschung zeichnete sich von Anfang an durch eine sehr konsequente Entwickelung aus und ist in dieser Hinsicht geradezu vorbildlich. Daß auch sie noch manche bedeutungsvolle Frage offen läßt, ist evident und wird gewiß auch von Hermann selbst zugegeben. Ich betrachte es als Aufgabe der vorliegenden Darstellung, wesentlich das geleistete Positive hervorzuheben und die noch bestehenden Lücken und Zweifel nur flüchtig anzudeuten. Als nicht hinreichend geklärt erwähne ich die Frage nach dem Stärkeverhältnis namentlich der niederen Partialtöne im Vokalklang.

Die hohen Töne im *I*- und *E*-Klang, wie sie bei starker Dämpfung der Membran gefunden werden, sind sicherlich charakteristisch. Daß aber das auffällige Vortreten des ersten bzw. zweiten Obertones bei einigen Vokalkurven nur durch Eigenschwingungen der aufnehmenden Membran bedingt ist, halte ich für unwahrscheinlich, weil es bei verschiedenster Qualität und Größe der Membran sich zeigt, sobald deren Dämpfung einen geringeren Grad erreicht. Ich vermute, ohne an dieser Stelle den Beweis zu versuchen, daß mindestens bei *I*, *Ü* und *U* ein relatives Moment (im Sinne von Helmholtz) mitspricht, im Gegensatz zum *A*, für das mir die Hermannsche Theorie am vollkommensten zuzutreffen scheint[1].

---

[1]) Für *L* und andere Halbvokale gibt Hermann in seinen letzten Vokalarbeiten ausdrücklich ein starkes Hervortreten des ersten Partialtones an. Ob Hermann bezüglich der Vokale noch durchaus auf dem Standpunkt von 1890 steht, oder ob er jetzt auch für einzelne Vokale eine gewisse Bedeutung des relativen Moments, d. h. des Stärkeverhältnisses der Partialtöne zuzugeben geneigt ist, vermag ich aus seinen Veröffentlichungen nicht bestimmt zu entnehmen.

In der Tabelle 5 auf S. 782 gebe ich für fünf Hauptvokale die charakteristischen Töne nach den Angaben verschiedener Autoren. Bei Beurteilung der Angaben ist außer der ungleichen Methode der Untersuchung auch die verschiedene Nationalität der Autoren und die selbstverständliche individuelle Verschiedenheit des Stimmklanges zu berücksichtigen. Zu erwähnen ist noch, daß nach Hermann[1]) die Formanten kurzer Vokale durchgehends eine etwas höhere Lage haben als die langer.

Nach Hermann erfolgt das Anblasen der auf eine bestimmte Eigentonhöhe eingestellten Mundhöhle periodisch in einzelnen Luftstößen derart, daß zwischen den einzelnen Stößen im Moment des Glottisschlusses der Mundton entweder völlig oder doch fast ganz erlischt. In anderen Fällen tritt an die Stelle der Intermittenz eine bloße Remittenz des Mundtones, was sich in der Schwingungskurve in stellenweise geradem horizontalen Verlauf äußern muß. Bei bloßer Remission erscheinen die Zacken der Formantschwingungen auf die (oft sehr schwach ausgeprägten) Schwingungen des Grundtones aufgesetzt. Die Frage, ob die Formantschwingung bei bloßer Remittenz fortlaufend in ihrer eigenen Periodik weitergeht („autoperiodisch" auftritt) oder ob sie mit jeder Grundtonschwingung in immer gleicher Phase neu auftritt („anaperiodisch"), beantwortet Hermann[1]) in letzterem Sinne. Ein in Autoperiodizität auftretender, zum Grundton unharmonischer Formant müßte in die Kurven in sogenannter noniusartiger Verschiebung eingehen und die Gestalt der Kurven fortlaufend von Periode zu Periode ändern. Da das nicht beobachtet wird, muß Anaperiodizität der unharmonischen Formanten angenommen werden, wodurch zugleich der Hensen-Pipping-Auerbachsche Einwand entfällt, daß ein zum Grundton unharmonischer Formant den Klang eines gesungenen Vokals unschön machen würde. Der Formant klingt eben nicht fortwährend mit, wie wenn mit einem tiefen Flötenton ein unharmonischer hoher gleichzeitig erzeugt wird, sondern er entsteht nur momentweise, kann also auch nicht mit einem Oberton Schwebungen geben.

Abgestimmte Luftsäulen, wie sie bei akustischen Instrumenten (Resonatoren, Orgelpfeifen) verwendet werden, in ähnlicher Weise durch einen intermittierenden Luftstrom, etwa die aus einer Zungenpfeife ausströmende Luft, zu ähnlichem stoßweisen Ertönen zu bringen, wie es bei der Vokalbildung geschieht, gelang bis jetzt nicht, sondern die Luftsäulen geraten, wenn überhaupt, in kontinuierliche Schwingung, auch wenn der Luftstrom intermittiert. Dies gab zuerst Hermann[2]) an, gegenüber Hensen[3]) und Pipping[4]), die gemeint hatten, es gelänge überhaupt nicht, die Lippenpfeife durch die Zungenpfeife anzublasen. Daß dies doch möglich ist, kann leicht gezeigt werden, es entsteht dann aber auch bei richtiger Wahl des Lippenpfeifentons kein Vokalklang, weil eben der Ton nicht in der Stimmtonperiode intermittiert[5]).

---

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **61**, 184, 1895. — [2]) Ebenda **61**, 195, 1895. — [3]) Zeitschr. f. Biol. **28**, 39. — [4]) Ebenda **31**, 524; Acta Soc. Fennicae **20**, Helsingfors 1894. — [5]) Daß es bisher nicht gelungen ist, durch eine Zungenpfeife Ansatzrohre von der Größe und Beschaffenheit der menschlichen Mundhöhle so anzublasen, daß klare, unzweifelhafte Vokalklänge entstehen, ist eine empfindliche Lücke, deren Ausfüllung die schwerstwiegende Bestätigung der Hermannschen Theorie bedeuten würde.

Helmholtz (Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 176) hat schon darauf hingewiesen, daß man beim Sprechen von *Ü*, *Ö* und (wie ich hinzufüge) *U* leicht einen Mundpfeifton neben dem Vokalklang erzeugen kann. Manchen Personen passiert das oft unwillkürlich.

Wenn ich ein leises *U* auf den Ton *g* singe, mit absichtlich recht enger Mundöffnung, ertönt dabei leicht ein kräftiger Pfeifton, dessen Höhe zwischen f^2 und gis^2 wechseln kann, je nach der Klangfarbe. Am leichtesten erhalte ich ihn bei einem dumpfen *U*, wobei seine Tonhöhe zwischen f^2 und fis^2 liegt. Die Dissonanz ergibt ein sehr merkbares Schwirren, offenbar Schwebungen mit dem dritten Oberton. Bei einem helleren, für meinen Stimmklang natürlicheren *U* steigt der Pfeifton auf g^2, fällt also mit dem 4. Partialton zusammen.

Lasse ich, während ich den Grundton *g* festhalte, den Vokalklang von *U* nach *Ü* übergehen, so steigt der Pfeifton und erreicht bei einem natürlich klingenden *Ü* gis^3 bis a^3. Auch beim Sprechen der Vokale *U* und *Ü* ohne Sington sind diese hohen Töne wahrnehmbar, nur viel leiser. Bei *Ö* kann ich keinen deutlichen Pfeifton erhalten.

Das Vorhandensein der hohen Töne im gesprochenen oder innerhalb der kleinen Oktave gesungenen *U* ist auch mit Kugelresonatoren nachzuweisen, und zwar sprechen auf mein *U* die Resonatoren e_2 bis a_2 an, weitaus am stärksten f_2, fis_2.

4. Künstliche Nachahmung, Reproduktion und Alteration von Vokalklängen.

Unter dieser Bezeichnung sollen hier in aller Kürze nicht nur die verschiedenen Versuche erwähnt werden, Vokalklänge wirklich „synthetisch" aus mehreren Partialtönen zusammenzusetzen, sondern auch die sonstigen Bemühungen, Vokalklänge an toten akustischen Instrumenten nachzuahmen.

Die ersten, nach Angabe der Zeitgenossen einigermaßen gelungenen Versuche zur Vokalnachahmung hat v. Kempelen mit seiner Sprechmaschine gemacht. Die Klangerzeugung erfolgte durch eine aufschlagende Zunge, die Variation der Klangfarbe anfangs durch eine das Kieferpaar imitierende Kombination zweier Hohlschalen, später durch einen plastischen, mit Hilfe der Hände zurechtgebogenen Trichter.

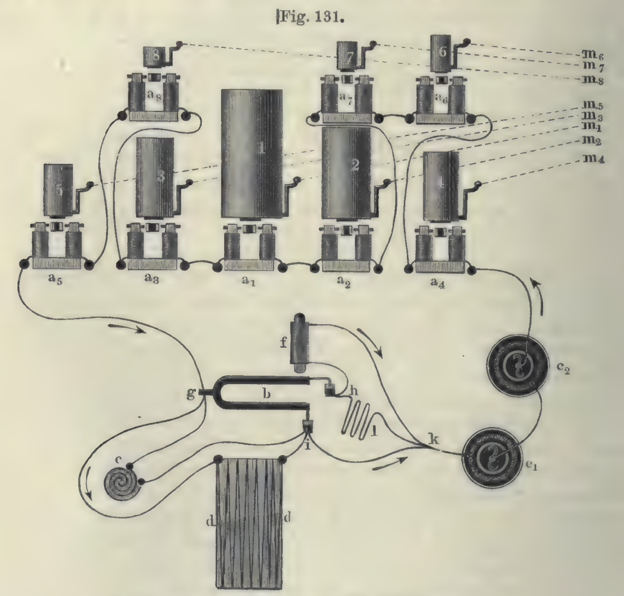
Es folgen die oben erwähnten Versuche von Willis an Pfeifen mit aufgesetzten Resonanzräumen, die in der Folge auch von Helmholtz aufgenommen wurden, ferner Willis' Versuch mit der schwirrenden Feder.

Sehr eingehende Versuche stellte alsdann Helmholtz mit elektrisch angetriebenen Stimmgabeln an, hinter denen passende Resonatoren befestigt waren. Fig. 131 zeigt die Anordnung des Versuches. Die Stimmgabel *b* liefert die Stromunterbrechungen, durch die die anderen Gabeln in Bewegung gesetzt werden. Letztere geben die Obertöne des von der Gabel *b* erzeugten Grundtones hörbar an, sobald die vor den Zylinderresonatoren 1 bis 8 befindlichen Verschlußklappen beiseite gezogen wurden. Helmholtz verfügte über die Töne B, b, f_1, b_1, d_2, f_2, as_2, b_2, d_3, f_3, as_3, b_3. Es gelang, *U*, *O*, *Å*, *A*, *E* einigermaßen deutlich nachzubilden. Der Ton *b* allein gab *U*, $b + b_1 + f_2$ gab *O*, $b + b_1 + f_2 + b_2 + d_3$ in richtigen Abstufungen ergab *A*. *E* gelang wegen der hohen Töne nur schlecht, *I* gar nicht.

Die beste Wiedergabe von Vokalklängen wird mit dem Phonographen von Edison oder seinen neueren Abarten (Grammophon usw.) erzielt, bei

dem bekanntlich eine schwingungsfähige Membran dadurch in Bewegung gesetzt wird, daß ein an ihr befestigtes Stiftchen über eine Fläche hingleitet, in welche ein ähnliches Stiftchen zuvor die Schwingungen einer ähnlichen Membran eingegraben hat. Dadurch, daß der Stift der plastischen Masse dauernd anliegt, wird eine gute Dämpfung erzielt und es können daher Membranen verwendet werden, die an und für sich bei freiem Schwingen einen deutlichen Eigenton haben (Glas, Glimmer). Auch im Telephon, das übrigens die Vokale wesentlich schlechter wiedergibt als der Phonograph, ist die mit starkem Eigenton behaftete Eisenblechmembran dadurch recht gut gedämpft, daß sie in einem starken magnetischen Felde schwingt.

Fig. 131.



Helmholtz' Stimmgabelapparat zur Vokalsynthese.

Sowohl Telephon wie Phonograph haben Hermann zu interessanten, für seine Theorie wichtigen Versuchen gedient. Schon Jenkin und Ewing[1]), sowie Grützner (l. c. S. 184) haben versucht, bei verschieden schnellem Gang des Phonographen zu prüfen, ob der Charakter der hineingesprochenen Vokale mit der Änderung der Geschwindigkeit sich verändert. Alle im Klang enthaltenen Partialtöne müssen sich bei wechselnder Geschwindigkeit proportional ändern, und ein fester Formant im Sinne Hermanns könnte nicht bestehen bleiben. Die genannten Autoren glaubten, die Vokalklänge seien ziemlich unabhängig von der Rotationsgeschwindigkeit des Phonographen.

[1]) Nature **17**, 384; Transact. Royal Soc. Edinburgh **28**, 745, 1879.

Derselbe Versuch, mit dem modernen, vollkommeneren Phonographen angestellt, ergibt aber das gegenteilige Resultat (Hermann[1]) und spricht somit für die wenigstens bis zu einem gewissen Grade festgelegte absolute Tonhöhe des Formanten. Bei Beschleunigung der Drehung gehen *U* und *O*, *E* und *I* ineinander über, bei großer Abweichung von der Aufnahmegeschwindigkeit fließen alle Vokale in einen *Ö*-artigen Laut zusammen. Ich kann diese Angaben in der Hauptsache bestätigen, möchte sie nur insofern einschränken, als ich die zulässige Änderung der Phonographengeschwindigkeit ohne deutliche Schädigung der Vokalklänge doch etwas größer finde, als nach den Angaben der Autoren über den Schwankungsbereich der Formanthöhe zu erwarten wäre.

Bezüglich des Telephons hatte E. du Bois-Reymond[2]) angenommen, bei der Induktion in der Telephonspule müsse eine Verschiebung der Phasen der Partialtöne um ein Viertel ihrer Perioden eintreten. Hermann[3]), F. H. Weber[4]) und Helmholtz[5]) wiesen indessen nach, daß dies nicht zu erwarten ist, daß vielmehr bei Berücksichtigung des Potentials der Spiralen auf sich selbst die Phasen und Intensitäten wesentlich anders ausfallen. Je nach der Größe der Widerstände und Potentiale kann man das Verhältnis sehr beträchtlich beeinflussen. Beim Mikrophon kann eine Phasenverschiebung um $^1/_4$ Periodenlänge erfolgen (Hermann), ohne aber den Vokalcharakter zu beeinflussen, ja auch Änderung der Intensitätsverhältnisse der Partialtöne findet Hermann ohne merklichen Einfluß auf den Vokalcharakter.

Von erheblichem Interesse sind die Versuche, gegebene Kurven, die die theoretisch zu verlangende Zusammensetzung aus Partialtönen besitzen, zur Schallerzeugung zu verwenden. Preece und Stroh[6]) konnten die in den Rand von Metallscheiben geschnittenen Kurven mittels Hebelübertragung stark verkleinert in die Phonographenwalze eingraben und diese dann in üblicher Weise abhören. Auch mittels der Königschen Wellensirene[7]), bei der die in Blech ausgeschnittene Kurve vor einem Anblaseschlitz vorbeigeht, gelingt es, bei richtigem Verhältnis zwischen Periodenlänge der Kurve einerseits und Rotationsgeschwindigkeit andererseits die Vokale erkennbar nachzubilden (Hermann[8]).

Bei weitem am interessantesten ist aber Hermanns Versuch[9]) an der Helmholtzschen Doppelsirene, an der er zwei Töne zur Interferenz brachte und dadurch den Differenzton in einem bestimmten Vokalcharakter erzeugte. Er erhielt z. B. den Vokal *A* durch Interferenz zwischen *fis*² (711) und *gis*² (800); der Differenzton *Fis*² (89) hat *A*-Charakter, weil ein Ton von der Höhe des *A*-Formanten (etwa 750) 89 mal in der Sekunde auf kurze Momente erklingt. Ebenso entsteht bei geeigneten Kombinationen der *O*-Formant und der *Å*-Formant, während für die weit höheren Formanten des *I* die

[1]) Arch. f. d. ges. Physiol. **47**, 43, 1890. — [2]) Verhandl. d. physikal. Gesellsch. Berlin 1877, 8. Dezbr. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. **16**, 264 u. 314, 1878; **17**, 319; **48** (1891). — [4]) Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich 1878, 1. Teil. — [5]) Monatsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin 1878, S. 488; Tonempfindungen, 4. Aufl. — [6]) Proc. Roy. Soc. **28**, 358, 1879. — [7]) Quelques expériences d'acoustique, Paris 1882, p. 235. — [8]) Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 575, 1891. — [9]) Ebenda **47**, 387, 1890.

Geschwindigkeit der Sirene nicht ausreicht. In diesen Fällen entsteht also ein Klang, in dem der für das Ohr hörbare Grundton objektiv nicht nachweisbar ist, sehr ähnlich dem Vokalklange der menschlichen Stimme nach Hermanns Auffassung, nach welcher der Grundton entweder ganz fehlen kann oder doch nur auffallend schwach vorhanden ist.

In diesem Zusammenhange sind noch die Versuche zu erwähnen, die Grützner[1]) durch Sauberschwarz[2]) ausführen ließ. Hierbei wurden im Vokalklang der menschlichen Singstimme entweder der Grundton oder Töne in der Gegend der Hermannschen Formanten bzw. Pippingschen Verstärkungsgebiete durch Interferenz geschwächt oder ausgelöscht. Die Deutung der Versuchsresultate ist nicht leicht. Die Auslöschung der Formanten ist für die einzelnen Vokale von sehr ungleicher Bedeutung. Die Vokale mit hohen Formanten *E*, *I*, *Ü*, *Ö*, *Ä* werden in ein tiefes unbestimmtes Brummen umgewandelt, also faktisch vernichtet. *A* wird unter nasalem Klang gegen *O* hin verschoben, wenn nur der Hermannsche und Pippingsche Formant e^2 bis gis^2 ausgelöscht wird; erst Auslöschung auch des höheren Pippingschen Tones (bei dis^3) vernichtet das *A*. Andererseits läßt Auslöschung des Grundtones und seiner ungeradzahligen Obertöne das *A* bestehen, vernichtet dagegen das *U*.

Zusammengehalten mit allen übrigen erwähnten Beobachtungen über Vokalklänge scheinen mir die Grützner-Sauberschwarzschen Versuche zunächst zu dem von genannten Autoren schon gezogenen Schlusse zu führen, daß die Verhältnisse bei den verschiedenen Vokalen sehr verschieden liegen und sich z. B. das *A* und das *U* nicht nur durch verschiedene Lage eines Formanten unterscheiden. Daß Formanten im Sinne Hermanns vorhanden und für den Vokalcharakter mitbestimmend sind, daß sie ferner durch periodisches Anblasen des Ansatzrohres zustande kommen, halte ich für klar erwiesen. Andererseits ist aber auch sicher, daß man mit nur einem Formanten für jeden Vokal nicht auskommt, sondern deren mehrere annehmen muß, wie das ja auch schon Helmholtz, Pipping, Hermann und Samojloff getan haben, welch letzterer für das *I* sogar drei Formanten angibt. Es macht den Eindruck, als ob die einzelnen Formanten bei verschiedenen Individuen und unter verschiedenen Umständen in noch beträchtlich weiteren Grenzen schwanken können, als es die Angaben der Autoren zum Ausdruck bringen, die bestimmte Formanten festgestellt haben. Hierin nähere ich mich also der Auffassung Pippings, dessen „Verstärkungsgebiete“ ja recht umfangreich sind.

Jedenfalls ist die Sachlage lange nicht so einfach, wie man es im Sinne von Helmholtz angenommen hatte (ein festes, von der Grundtonhöhe unabhängiges Verstärkungsgebiet für jeden Vokal), noch auch so einfach, wie es auf Grund der Hermannschen Forschungen zunächst schien (ein fester, von der Grundtonhöhe unabhängiger, aber in der Grundtonperiode frei einsetzender Formant). Für mehrere, wahrscheinlich alle Vokale ist vielmehr eine Mehrzahl von Formanten notwendig, und es weist manches darauf hin, daß nicht so sehr deren absolute Höhenlage (die ja beträchtlich schwanken kann) charakteristisch ist, als ihr relatives Intensitäts-

---

[1]) Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturforscher u. Ärzte, Halle 1892. — [2]) Arch. f. d. ges. Physiol. 61, 1, 1895.

verhältnis und vielleicht auch der Abstand ihrer Schwingungszahlen voneinander. Auch eine gewisse, allerdings geringere Bedeutung des relativen Intensitätsverhältnisses der einzelnen harmonischen Partialtonschwingungen für manche Vokalklänge ist nicht ganz von der Hand zu weisen.

Das Ansatzrohr im menschlichen Stimmapparat ist nicht so einfach, daß man es als nur auf einen bestimmten Ton abgestimmt betrachten könnte, sondern es gliedert sich, bei den verschiedenen Vokalstellungen verschieden deutlich, in mehrere Teile, die getrennte Abstimmung haben müssen. Am ausgeprägtesten ist das ja beim Vokal *I* mit seinem großen Resonanzraum im Rachen und dem schmalen Schallkanal über der Zunge. Daß der Eigenton des letzteren ungefähr mit dem hohen *I*-Formanten zusammenfällt, hat schon Helmholtz betont (s. oben S. 774). Niemand wird aber heutzutage erwarten, daß ein rhythmisch-anaperiodisches Anblasen (im Sinne Hermanns) dieses Resonators einen *I*-Klang ergebe; gerade die Kombination dieses hohen Formanten mit weit tieferen Tönen, die wahrscheinlich ebenfalls rhythmisch-anaperiodisch entstehen, ist charakteristisch. Dazu kommt möglicherweise noch ein bestimmtes Intensitätsverhältnis der niedrigsten Partialtöne.

Ähnlich kompliziert ist nach meiner Auffassung die Entstehung der anderen Vokalklänge.

Ein Hinweis auf ganz eigenartige, zurzeit noch nicht verständliche Schwierigkeiten liegt darin, daß einerseits der Hermannsche Versuch an der Doppelsirene einen deutlichen *A*-Klang ergibt, obgleich hier nur der eine (Hermannsche) Formant des *A* erzeugt wird, während Grützner und Sauberschwarz die Auslöschung dieses Formanten gerade wenig wirksam fanden und den *A*-Klang nur vernichten konnten, wenn sie auch Schwingungen in dem höheren der beiden Pippingschen Verstärkungsgebiete auslöschten. Sehr zu wünschen wären Auslöschungsversuche an dem Stimmklange einer Person, für die die individuelle Lage der Formanten, nach Hermanns Verfahren bestimmt, bekannt ist.

Ein weiteres, in seiner Bedeutung bisher nicht genügend gewürdigtes Bedenken sehe ich in der tiefen Lage vor allem der *U*-Formanten. Wenn ich ganz absehe von den Angaben von Donders und Helmholtz, die den charakteristischen Ton bei f^1 bzw. f zu finden glaubten, so liegen auch die Hermannschen Formanten und das Pippingsche Verstärkungsgebiet für *U* unterhalb der Tonhöhe, auf die man noch ein sehr klares *U* singen kann. Man wird doch nicht im Ernst behaupten wollen, daß man in der oberen Hälfte der ersten Oktave, z. B. auf g^1, kein *U* mehr singen könne; nicht einmal für g^2 träfe das zu, und das liegt oberhalb der beiden Hermannschen Formanten. Man müßte aber erwarten, daß die Möglichkeit, ein klares *U* zu bilden, schon unterhalb des unteren, mindestens aber unterhalb des oberen Formanten aufhöre, da sonst in der Periode des Stimmtones nur ein Bruchteil der Formantschwingung auftreten könnte. Es wird also, wie mir scheint, unabweisbar, die Formanten in gewissem Maße verschieblich anzunehmen[1]) und nicht nur die absolute Höhe des einzelnen, sondern auch

[1]) Zum gleichen Schlusse kommt, wie mir scheint, auch Hensen (Berichte d. 5. intern. Physiol.-Kongr. Turin 1901. Zentralbl. f. Physiol. 1901, S. 483). Die Mundtöne für die Vokale „variieren in einer gewissen Breite und schmiegen sich der Stimmnote an, so daß Hebung des Kehlkopftones auch Hebung des Resonanztones zur Folge hat".

das Stärkeverhältnis der einzelnen, ihren Abstand voneinander oder ihre Lage zu den Partialtönen als wichtig zu betrachten.

Zuzugeben ist, daß an der Grenze der zweiten und dritten Oktave die Klarheit der Vokalbildung für die Mehrzahl der Vokale (am wenigsten für *I*) leidet, aber von einem wirklichen Aufhören des Vokalcharakters in dieser Region ist noch nicht zu reden.

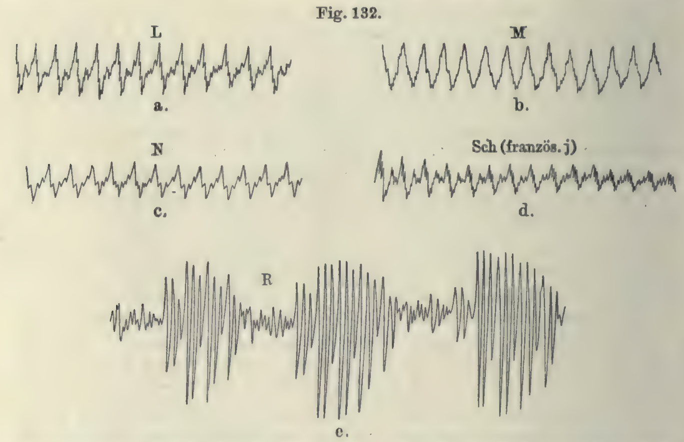
Bei dieser Sachlage kann die Entstehung der Vokale noch nicht als hinlänglich geklärt bezeichnet werden. Die Ergebnisse der Forschungen von Donders, Helmholtz, Hermann und Pipping werden aber meiner Überzeugung nach die Grundlage der Vokaltheorie bilden, die unter Verwertung der von diesen Forschern geschaffenen Untersuchungsverfahren uns gestatten wird, auch über die jetzt noch bestehenden Klippen hinwegzukommen.

5. Der akustische Charakter der Konsonanten.

Über die akustische Natur der als Konsonanten bezeichneten Stimmlaute bleibt wenig zu bemerken. Für ihre Analyse gilt dasselbe, was für die Vokale zu sagen war.

Graphische Aufnahmen von phonischen Dauer- und Zitterlauten hat zuerst Wendeler mit Hensens Phonautograph gemacht; dann folgten

Fig. 132.



Phonophotographische Kurven (nach Hermann) für die fünf phonischen Konsonanten *L*, *M*, *N*, *Sch* (franz. *j*), *R*. Alle Laute sind auf den Ton *e* gesungen.

phonophotographische Aufnahmen von Hermann und einige hier nicht näher zu berücksichtigende Angaben von Pipping und von Zwaardemaker[1]).

Die „Halbvokale" *L*, *M*, *N*, *Ng*, sowie die mit Stimme gebildeten („phonischen") Konsonanten *W*, *S*, *J* (französisch) usw. ergeben Kurvenbilder, die denen der Vokale ähnlich sind. Insbesondere das *L*, das ja auch genetisch

[1]) Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 1898 und Arch. néerlandaises 2 (2 Sér.) 1898.

dem *I* verwandt ist, gibt sehr ähnliche Kurven, in denen auf die Grundton- und erste Obertonschwingung aufgesetzte kleine Zäckchen einen hohen Formanten erkennen lassen. Sehr kompliziert ist die *R*-Kurve, die ebenfalls einen oder zwei hohe Formanten erkennen läßt und deren Wellen entsprechend der rhythmischen Öffnung und Schließung des Stimmkanals schwebungsartig zu- und abnehmen.

Die Intermission der Grundtonschwingung fand Hermann bei sehr scharfem Zungen-*R* vollständig, bei seinem eigenen Zungen-*R* eine Remission der Amplitude auf $^1/_2$ bis $^2/_5$, bei seinem Zäpfchen-*R* $^1/_4$ bis $^1/_{11}$. Wendeler gab an, *R* zwischen zwei Vokalen drücke sich in der Kurve dadurch aus, daß zunächst die Kurve des vorausgehenden Vokals oszillierend werde und dann die des nachfolgenden oszillierend eintrete, um dann in die typische Kurve dieses zweiten Vokals überzugehen. Nach Hermanns Befunden sind nur am Anfang und Schluß des *R*-Lautes Übergangsformen zwischen Vokal- und *R*-Kurve zu sehen, dazwischen aber tritt die typische *R*-Kurve mit ihren eigenen charakteristischen Tönen auf.

Auch in den aphonischen Dauergeräuschen, den Reib- und Zischlauten *F*, *Ch*, *Sch*, *Ss*, lassen sich bestimmte Schwingungszahlen teils direkt durch Auszählen, teils durch systematische Kurvenanalyse bestimmen. Sie sind nebst den Formanten der phonischen Konsonanten aus der Tabelle 6 zu entnehmen.

Tabelle 6.

Die ungefähre Lage der festgestellten charakteristischen Töne bei Konsonanten, nach Hermann (Genaueres in der Originalarbeit).

Phonisches	*L*	cis^3—fis^3.
„	*M* }	(e^2—gis^2, e^3—fis^3), h^3—cis^4.
„	*N* }	
„	*R*	h^2, 2. Teil der 3. Oktave, Anfang der 4. Oktave.
„	*W*	(fis^3—ais^3), c^4—d^4.
„	*S*	b^3, c^4—e^4 und wahrscheinlich ein noch höherer Ton.
„	*Sch* (*J* franz.) . .	ais^3—h^3, cis^4—f^4.
„	*J* (Jot)	c^4—e^4.
Aphonisches	*F*	f^3—g^3, a^3—c^4.
„	*S* (Ss)	gis^3—h^3, g^4.
„	*Sch*	h^3 (b^3—c^4).
„	vorderes *Ch* . . .	des^3, d^4, f^4.
„	hinteres *Ch* . . .	b^2—des^3, c^3—f^3.

In den Reibelauten hört man auch direkt gewisse hohe Töne heraus, deren Tonhöhe sich durch Vergleich mit angeblasenen sehr kleinen Pfeifchen feststellen läßt. Sie sind zum Teil mit den durch Auszählung ermittelten identisch.

Die Blählaute[1]) von *B*, *D*, *G* zeigen ebenfalls Zäckchen auf die Stimmperiodik aufgesetzt. Endigt ein Wort mit weichem *B*, *D* oder *G*, so tritt ein kurzer Vokalklang auf mit Formanten bei g^3 bis a^3 bzw. h^3 bis c^4, also etwa zwischen *Ö* und *I*.

Das hintere *Ch* (wie in *Ach*) zeigt schwebungsartigen Charakter der Kurve, mit einer Periodik von 30 bis 40 pro Sekunde, erinnert also an die

[1]) Hermann spricht von „phonischen Explosivlauten". Da der Blählaut die Media wohl begleiten kann, aber nicht muß, vermeide ich diese Bezeichnung.

R-Bilder (Wendeler, Hermann). Bekanntlich wird dialektisch ja auch das gutturale *R* oft geradezu einem *Ch* gleichklingend.

Von einem „stimmhaften *H*“ spricht E. A. Meyer[1]), der ähnlich wie Rousselot[2]) die Erschütterungen des Kehlkopfes durch Luftübertragung mit einer kleinen Schreibkapsel registrierte. Wenn auch zugegeben werden kann, daß ein flüchtiges *H* zwischen zwei Vokalen mit einiger Erschütterung des Kehlkopfes verbunden sein mag, so folgt daraus doch noch lange nicht die Berechtigung, von einem stimmhaften *H* zu sprechen; gerade so gut könnte man die Schwingungen der Bronchien bei der Atmung als Stimmlaute bezeichnen.

---

[1]) Die neueren Sprachen 8, 5, 1900. — [2]) Principes de phonétique expérimentale, Paris 1901.

Die allgemeine Physiologie der Nerven[1])

von

M. Cremer.

I. Einleitung.

(Anatomische Vorbemerkungen.)

Beim Menschen sowie bei den höheren Wirbeltieren kann es — soweit makroskopische Gebilde in Betracht kommen und wenn wir von embryonalen Verhältnissen absehen — keinem Zweifel unterliegen, was wir als Nerv zu bezeichnen haben und was nicht. Es ist auch unzweifelhaft, daß die Nerven als die Bahnen der Übertragung von Erregungen seitens eines Organes bzw. eines Teiles eines solchen auf ein anderes bzw. auf andere Teile desselben zu betrachten sind, und zwar werden im allgemeinen und im Verlaufe des natürlichen Geschehens die Erregungen entweder von nervösen Zentralorganen weg- oder zu ihnen hingeleitet — zentrifugale (efferente, motorische) und zentripetale (afferente, receptorische, sensible) Bahnen. Im Gebiete des Mikroskopischen beim Embryo (sowie bei niederen Tieren) können füglich unter Umständen Zweifel darüber entstehen, was wir als Nerven anzusehen haben, und vollends bei Pflanzen mag es strittig erscheinen, ob Reizübertragungen in „Nerven" zu beobachten sind.

Die Nerven des höheren Tieres teilt man in zwei große Gruppen ein: in die markhaltigen und in die marklosen, obschon auch etwas dem Marke Analoges in geringer Menge in den sogenannten marklosen Nerven vorkommt[2]). Beim höheren Tiere überwiegen ganz bedeutend die markhaltigen Nerven, so daß für Versuche an marklosen nur wenige, geeignete Versuchs-

---

[1]) Das Manuskript zu dieser Abteilung war im ersten Entwurf bereits vor drei Jahren fertiggestellt worden; vor zwei Jahren (1907) war die Drucklegung der ersten Korrektur bereits vollendet. Durch zufällige Umstände verzögerten sich die späteren Korrekturen und die definitive Drucklegung. Die in der Zwischenzeit erschienene Literatur ist, namentlich bei wichtigeren Abhandlungen, noch möglichst im Text nachträglich berücksichtigt worden. Wo dies nicht mehr angängig war, ist manchmal noch in den Anmerkungen, mit dem Zusatz: „während der Korrektur" (w. d. K.), auf die betreffende Abhandlung verwiesen. Am Schluß der Abhandlung finden sich eine Zusammenstellung der hauptsächlichsten Lehrbücher und Monographien und eventuelle Nachträge. — [2]) Boveri, Kgl. Bayer. Ges. d. Wiss. 1886, S. 421; Gad u. Heymans, du Bois-Reymonds Arch. 1890, S. 530; Ambronn, Ber. d. Kgl. Sächs Ges. d. Wiss. 1890, S. 419; Ambronn u. Held, Ebenda 1895, S. 38; Garten, Physiol. d. marklosen Nerven, S. 16 u. 17. Jena 1903.

objekte zur Disposition stehen (der Olfactorius des Hechtes, Milznerven des Pferdes) und man vielfach auf niedere Tiere zu ihrem Studium zurückgreifen muß. (Die meisten Versuche sind hier an Verbindungsnerven von Anodonta und an dem Mantelnerven der Cephalopoden angestellt, namentlich an *Eledone moschata*). Die anatomischen Tatsachen muß ich in dieser Darstellung im allgemeinen als bekannt voraussetzen und möchte nur auf einige wenige Punkte hinweisen [1]). Die marklosen Nervenfasern bestehen entweder aus einfachen nackten Achsenzylindern ohne eigentliche besondere Hülle, die aber durch das umgebende Gewebe ersetzt wird, oder es ist eine besondere bindegewebige bzw. aus Gliazellen bestehende Hülle vorhanden, die entweder einen einzelnen Achsenzylinder oder ein Bündel solcher umgreift. Bei den markhaltigen Nervenfasern schiebt sich zwischen Achsenzylinder und Schwannscher Scheide die Markscheide ein. Diese letztere erleidet bekanntlich bei den meisten markhaltigen Nerven gewisse Unterbrechungen (die Optici der Fische machen eine Ausnahme), die Ranvierschen Einschnürungen, an denen der Achsenzylinder, wie es scheint, leichter zugänglich für chemische — vielleicht aber auch für elektrische — Einwirkungen freiliegt.

Nach Mönckeberg und Bethe [2]) befindet sich an diesen Stellen im Achsenzylinder wahrscheinlich eine feine Platte oder Membran, durch welche die gleich zu erwähnenden Fibrillen hindurchtreten. Das Vorhandensein einer solchen würde dafür sprechen, daß auch der Achsenzylinder aus einzelnen Zellen entsteht. [Engelmann [3]) war der erste, der die Ranvierschen Schnürringe als Zellgrenzen auch für den Achsenzylinder auffaßte.] Gegen die Notwendigkeit einer solchen Annahme haben sich Retzius [4]) und Schiefferdecker [5]) gewandt.

Der letztere widerstreitet ferner energisch der Angabe von Boveri [6]) und Bethe (l. c.), daß die Schwannsche Scheide in den Schnürringen ebenfalls unterbrochen sei und nur die Henlesche oder Fibrillenscheide kontinuierlich über die Einschnürung fortziehe.

Nach Remak, Frommann, Schultze, Kupffer und unter den neueren namentlich nach Apathy und vielen anderen besteht der Achsenzylinder sowohl beim markhaltigen wie beim marklosen Nerven aus Fibrillen, die in einem Stroma im Axoplasma liegen. In speziellen Fällen kann ein Achsenzylinder auch nur eine Fibrille enthalten, so beim *Nervus olfactorius* des Hechtes, dessen scheinbar vielfachen Fibrillen ebenso viele in gemeinschaftlicher Scheide liegende Nervenfasern entsprechen [7]). Die meisten Autoren nehmen an, daß

---

[1]) Von neueren das Gebiet behandelnden Werken seien hervorgehoben: G. Durante, Nerfs, in Cornil-Ranvier, Manuel d'Histologie Pathologique, 3. Aufl., **3**, 425 f., spez. 444 ff.; Herm. Dürck, Unters. über die pathol. Anatomie der Beri-Beri, S. 23 ff., Jena 1908; G. Retzius, Croonian Lecture, The Principles of the Minute Structure of the Nervous System as revealed by recent Investigations, Proc. Roy. Soc. of London **80** (Ser. B), 414, 1908; Hans Held, Entwickelung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren, Leipzig 1909. — [2]) Arch. f. mikr. Anat. **54**, 135, 1899 u. Allgem. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, S. 49; ferner: Schiefferdecker, Neurone u. Neuronenbahnen, S. 70 ff., Leipzig 1906. — [3]) Pflügers Arch. **13**, 474, 1876 und **22**, 1, 1880. — [4]) Biol. Untersuchungen, N. F. **12**, 1 bis 19, 1905. — [5]) Arch. f. mikr. Anat. **67**, 783, 1906 und Neurone u. Neuronenbahnen, S. 117. Leipzig 1906. — [6]) Abhandl. d. Kgl. Bayer. Akad., math.-phys. Kl., 1885, S. 49. — [7]) Vgl. namentlich von Lenhossek, Ergebn. d. Anat. **7** (1897) und Disse, Ebenda **10** (1900).

in den unverzweigten Nerven auch die Fibrillen unverzweigt verlaufen und keine Netze bilden.

Nach Schiefferdecker (l. c.) ist dies aber beim Froschischiadikus der Fall, in der Art, daß gerade an den Schnürringen die Zahl der Fibrillen kleiner ist als zwischen denselben.

Einzelne Autoren, z. B. Macdonald[1]), betrachten die Fibrillen als Kunstprodukte, die dann nur auftreten, wenn der Inhalt des Achsenzylinders gefällt wird, ein Vorgang, der eine gewisse Ähnlichkeit mit Agglutinierungserscheinungen darbieten soll.

In diesem Zusammenhange erwähnenswert sind die Versuche von Bütschli[2]) und Hardy[3]) über die künstliche Erzeugung von Fibrillenstruktur. Nach dem letzteren erhält man solche z. B., wenn man eine dünne Membran aus Eiweiß über einen Korkring spannt, einen kleinen Tropfen Quecksilber darauf gibt und nun mit Sublimat fixiert. Die Mehrzahl der Forscher teilen aber derartige Bedenken nicht und sehen in den Fibrillen präformierte Gebilde. Bei den Nervenfasern einzelner Tiere, so z. B. nach Schiefferdecker[4]) bei *Petromyzon fluviatilis*, kann man angeblich die Fibrillenstruktur des Achsenzylinders an völlig lebensfrischen (!) Präparaten nachweisen.

Schultze und von neueren Morphologen namentlich Apathy, Nissl u. a. sehen in diesen Fibrillen sowohl in der Peripherie wie im Zentrum das eigentliche leitende Element; während Leydig u. a., unter den Physiologen z. B. Verworn[5]), im Gegensatz dazu nur Stützelemente in denselben sehen.

Soweit die peripheren Nerven in Frage kommen, hat unter den eigentlichen Physiologen zuerst wohl Engelmann[6]) mit der Vorstellung Schultzes sympathisiert, dann ist Kühne dafür eingetreten, schon 1879 hat derselbe mit Steiner[7]) diese Möglichkeit diskutiert und schon 1886 gesagt, daß vieles dafür spreche, daß die Fibrillen „die eigentlichen Elemente, das eigentlich Nervöse" seien[8]).

Auch Pflüger[9]) hat sich in diesem Sinne geäußert. Denselben Standpunkt hat Biedermann[10]) acceptiert. Hauptvertreter dieser Richtung ist unter den Physiologen Bethe. Nach Apathy, Nissl, Bethe u. a. erleiden die Fibrillen im eigentlichen Nervensystem nirgends eine Unterbrechung. Sie ziehen durch die Ganglienzellen hindurch und sichern so die Kontinuität nervösen Geschehens, während die Neuronentheorie — Ramon-y-Cajal, Waldeyer u. a. — an bestimmten Stellen nur Kontiguität, nicht anatomische Kontinuität, annimmt. Für die allgemeine Nervenphysiologie, soweit sie das Verhalten peripherer unversehrter Nerven bei ausgewachsenen Tieren behandelt, ist der Kampf dieser beiden Theorien, der Neuronentheorie und der Fibrillentheorie, hinsichtlich dessen ich auf einen früheren Abschnitt dieses

---

[1]) Proc. Roy. Soc. **76**, Ser. B, Nr. B, p. 322. — [2]) Untersuch. über mikrosk. Schäume u. Protoplasma 1892. — [3]) Journ. of Physiol. **24**, 158, 1899. — [4]) Schiefferdecker u. Kossel, Gewebelehre 1891. — [5]) Med. Klin. 1908, Nr. 4. — [6]) Pflügers Arch. **13**, 474, 1876 und **22**, 1, 1880. — [7]) Beobachtungen über markhaltige und marklose Nervenfasern, Unters. a. d. physiol. Inst. Heidelberg **3**, Heft 1 u. 2. — [8]) Zeitschr. f. Biol. **22**, 330, 1886. — [9]) Pflüger, Die allgemeinen Lebenserscheinungen, S. 31, Bonn 1889; man sehe ferner: Derselbe, dessen Arch. **112**, 1, 1906; **122**, 593, 1908. — [10]) Biedermann, Elektrophysiologie, S. 418. Jena 1895.

Handbuches[1]) hinweisen muß, weniger wichtig, da sie ihre volle Bedeutung erst erhalten, wenn man über den Einfluß der Zentralorgane auf nervöse Prozesse usw. ein Urteil fällen will, oder die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse sowie die Regeneration und Degeneration mit in den Kreis der Betrachtung zieht. Allerdings spielt der Streit der Ansichten auch sonst in eine Reihe von Einzelheiten hinein und wird an gegebener Stelle berührt.

Nervenfasern sind primär färbbar im Sinne Ehrlichs, d. h. sie färben sich direkt in Berührung mit gewissen basischen Farbstoffen. Diese primäre Färbbarkeit hat nach Overton[2]) ihren Grund in den Löslichkeitsverhältnissen dieser Farbstoffe in den Grenzmembranen der Achsenzylinder, bzw. Fibrillen, in gewissen Lipoiden, fettähnlichen Bestandteilen dieser Teile. Nach Bethe[3]) rührt sie vom Vorhandensein einer „Fibrillensäure" her. Diese primäre Färbbarkeit gehört mit zu den Struktureigentümlichkeiten des lebenden Nerven. Bei der Nervendegeneration und Regeneration verschwinden nach Bethe[4]) Erregbarkeit und primäre Färbbarkeit gleichzeitig bzw. sie kehren gleichzeitig wieder.

Ob die Achsenzylinder der peripheren Nerven bei der embryonalen Entwickelung in den Geweben entstehen, oder ob sie von den Ganglienzellen aus hineinwachsen, ist noch heute strittig. Im ersteren Falle entstehen jene aus einer ganzen Reihe von Zellen. (Zellkettenhypothese von Schwann-Balfour.) (Die Ranvierschen Schnürringe sind ja nach Engelmann und Bethe Zellgrenzen.) Läßt man mit His den Achsenzylinder der peripheren Nerven durch Ausspossung entstehen, so stellt derselbe im Gegenteil den Ausläufer einer einzigen großen Zelle dar. Die Versuche Harrisons u. a. sprechen entschieden im Sinne der Hisschen Anschauung. Allerdings ist es noch unentschieden, ob das Aussprossen in Gewebslücken hinein erfolgt, oder auf ursprünglich vorhandenen (Baer-Hensen), oder später gebildeten (Gebr. Hertwig) protoplasmatischen Bahnen. Doch erachte ich eine erschöpfende Darstellung des Gegenstandes an dieser Stelle für ausgeschlossen; ich muß mich mit allgemeinem Hinweis auf die Literatur begnügen (vgl. namentlich Held, l. c.).

Ebensowenig wie über die erste Entstehung herrscht Klarheit darüber, wie sich die Nerven bei der Regeneration oder Degeneration verhalten (vgl. dieses Handb. 4, 297).

Das Wallersche Gesetz sagt aus, daß motorische Nerven von der Durchschneidungsstelle nach der Peripherie, sensible Nerven je nach der Lage der Schnittstelle proximal oder distal vom Spinalganglion nach dem Zentrum oder nach der Peripherie zu degenerieren.

Doch ist dieses Gesetz, obschon es den augenfälligen Tatsachen gerecht wird, nicht streng richtig, indem auch der zellulipetale Stumpf Degenerationserscheinungen zeigt (retrograde Degeneration). Desgleichen ist strittig, ob nach dem Wallerschen

---

[1]) Dieser Band, S. 211. Aus der inzwischen erschienenen Literatur hebe ich hervor: Bethe, Der heutige Stand der Neuronentheorie, Deutsche med. Wochenschr. 1904, Nr. 33; Schiefferdecker, Neurone und Neuronenbahnen, 2. Abschn., Leipzig 1906. — [2]) Vgl. Höber, Physikal. Chemie der Zelle und der Gewebe, 2. Aufl., S. 172, 1906. — [3]) Bethe, Allgem. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, Kap. VIII, Leipzig 1903; vgl. Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 4 (Heft 9/10), 399, 1905 u. Zentralbl. f. Physiol. 19, 332, 1905. — [4]) Vgl. S. Garten, Abhandl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., 26, 278 ff.

Gesetz degenerierte motorische Nerven autochthon oder nur mit Hilfe des Zentrums regenerieren können. Während Philipeaux und Vulpian[1]) früher die autochthone Regenerierfähigkeit behauptet hatten, Vulpian[2]) sie aber später wieder leugnete, ist Bethe seit 1901 bei jungen Tieren wieder für diese autochthone Regenerationsmöglichkeit energisch eingetreten; doch sind von anderer Seite, namentlich von Langley und Anderson, Mott, Halliburton und Edmunds, Lugaro, Perroncito und Ramon-y-Cajal zum Teil sehr erhebliche Einwände gegen die Versuche Bethes beigebracht worden. Bethe[3]) ist denselben kritisch und experimentell entgegengetreten.

Der wichtigste Einwand rührt von Langley und Anderson her. Dieselben zeigten nämlich, wie leicht benachbarte Nerven in den peripheren Stumpf einwachsen und autochthone Regeneration vortäuschen können. Bethe glaubt zwar einen autochthon regenerierten Ischiadikus erhalten zu haben, der erregbar blieb nach Aufhebung sämtlicher bekannter markhaltiger Verbindungen mit dem Rückenmark. Demgegenüber ist einmal hervorzuheben, daß nach Perroncito die Unerregbarkeit von den Rückenmarkwurzeln aus noch nicht die Zusammenhangslosigkeit mit dem scheinbar autochthon regenerierten Nerven beweist. Andererseits sagt Bethe selbst (l. c.): „Man wird sich hinter den Sympathikus verschanzen und, wenn auch ein Einfluß dieses in zukünftigen Versuchen ausgeschaltet sein wird, so werden die kleinen, so gern geleugneten Ganglienzellen der Gefäßwand herhalten müssen. Zwar führt der Sympathikus dem Ischiadikus keine markhaltigen Fasern zu, aber es wird besonders den rein theoretisierenden Gegnern nicht schwer fallen, beim Zusammentreffen sympathischer Fasern mit degenerierten Markfasern eine Neubildung markhaltiger Fasern anzunehmen."

Beim erwachsenen Tier, darüber sind die Autoren sich einig, findet eine vom Zentrum unabhängige Regeneration motorischer Fasern nicht statt.

II. Die fundamentalen Lebenseigenschaften des Nerven.

A. Allgemeiner Überblick über dieselben.

Klopft man leicht auf eine Stelle des Nerven eines Nervmuskelpräparates vom Frosch, so sieht man den Muskel zucken. Das Klopfen bildet, darüber sind alle einig, in diesem Moment den „äußeren Reiz". Hierdurch wird unzweifelhaft eine Veränderung an der getroffenen Stelle erzeugt. Man hat durch das Klopfen eine Erregung des Nerven herbeigeführt. Die geklopfte Stelle ist verändert, in Erregung geraten. Diese Veränderung bleibt offensichtlich nicht auf die Stelle beschränkt. Der Leitungsvorgang findet statt, oder wie andere sich ausdrücken: die lokal durch den Reiz hervorgerufene Erregung wird weitergeleitet und ruft schließlich im Erfolgsorgan eine Wirkung hervor: die „Muskelzuckung". So klar in diesem Falle Reiz, Erregung, Leitungsvorgang und Erfolg hervortreten, so schwierig ist es doch, für die hier angeführten, am einfachsten Beispiele erläuterten Begriffe exakte und für alle Fälle zutreffende Definitionen zu geben.

Gewisse Zweideutigkeiten sind allerdings leicht zu heben. So wird „Erregung" oft völlig synonym mit Reizung gebraucht und bezeichnet die Tätigkeit des Erregens, während ich es im folgenden im allgemeinen nur gebrauchen will für den Zustand des Erregtseins, der durch die Reizung im Nerven selbst erzeugt wird. An Schwierigkeiten dieser Art denke ich aber hier nicht, da man sich darüber leicht verständigen

---

[1]) Compt. rend. **49**, 507, 1859; **51**, 363, 1860; **52**, 849, 1861; Journ. d. l. physiol. 1860, p. 214; 1864, p. 421, 474. — [2]) Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1874, p. 704. — [3]) Pflügers Arch. **116**, 385, 1907; Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol. **43**, 233, 1908. Dort auch die übrigen Literaturzitate.

kann. Aber versuchen wir einmal eine Definition, so können wir etwa sagen: Reize sind alle diejenigen Einwirkungen, welche auf eine oder mehrere Stellen des Nerven erfolgen und welche geeignet sind, an der Einwirkungsstelle eine Erregung zu bewirken und dadurch einen Leitungsvorgang auszulösen. Mit der Definition ist im Grunde genommen recht wenig gewonnen, insofern wir ja noch die Begriffe der Erregung und Leitung nötig haben. Es erwächst uns also natürlich die Aufgabe, die Erregung zu definieren. Wir könnten dann die Erregung etwa als ein Geschehen bezeichnen, das fähig wäre, im Nerven weitergeleitet zu werden und ein Erfolgsorgan in Tätigkeit zu setzen. Aber gesetzt, es wäre gegen diese Definition der Erregung nichts Erhebliches einzuwenden, so würden doch Reize deshalb nicht aufhören, Reize für den Nerven zu bleiben, wenn der Nerv aus irgend einem Grunde, sagen wir z. B. Narkose, auf die Einwirkung nicht mehr mit Erregung antwortet. Wir müßten also zum mindesten noch einen allgemein gehaltenen Zusatz in unsere Definition aufnehmen, etwa in der Art, daß wir definieren würden: „Reize sind Einwirkungen, welche unter Umständen und bei hinreichender Intensität geeignet sind, einen geeigneten Nerven in Erregung zu versetzen." Hier liegt in der Formulierung „unter Umständen" und „hinreichender Intensität" und „geeigneter Nerv" eine solche Fülle unbestimmter Ausdrücke, daß wir kaum in der Lage sind, praktisch mit einer solchen Definition viel auszurichten, wenn wir etwa entscheiden wollen, ob irgend ein Vorgang zu den Reizen gezählt werden soll oder nicht. Aber wie steht es jetzt mit der Erregung! Es gibt Autoren, z. B. kein geringerer wie Hering, die eine negative Erregung (wir werden darauf noch zurückkommen) annehmen; andere (Biedermann) haben von Erregung an einer ganz beschränkten Stelle des Nerven gesprochen, die einer Weiterleitung überhaupt nicht fähig ist, wenigstens bei dem betrachteten Nerven. Wir können also hier nicht etwa fortfahren und sagen: „Erregung ist ein Vorgang, der den Leitungsvorgang auslöst", sondern wir müssen wiederum das Unbestimmte, nicht näher zu Beschreibende mit in die Definition aufnehmen, müssen also mindestens sagen, daß wir unter Erregung einen Vorgang verstehen wollen, der, wenn er in einem geeigneten Nerven mit hinreichender Intensität Platz greift, zur Fortleitung des „Nervenprinzips" führen kann, oder der, um auch die negative Erregung zu berücksichtigen, solchen Vorgängen antagonistisch ist. Zu beachten bleibt dabei, daß trotz aller dieser Unbestimmtheit wir noch nicht alle Fälle dessen zu umfassen vermögen, was einzelne Autoren unter Erregung verstehen. Man kann ernstlich diskutieren, ob nicht das bloße Aufhören eines Zustandes im Nerven das Erfolgsorgan zu beeinflussen vermöge, ohne daß ein von dem bisherigen Geschehen verschiedenes Geschehen stattfindet. Es kommt dies bei der Öffnung eines konstanten Stromes in Frage. Endlich könnte man sehr wohl die Meinung haben, daß der motorische Froschnerv, z. B. während des Durchleitens eines konstanten Stromes, auf das heftigste kat- und anelektrotonisch erregt sei, und daß der Muskel nur auf eine Änderung dieses Erregungszustandes im Nerven antworte. Ich halte es z. B. für durchaus möglich, daß jemand jede Negativität des Nerven gegenüber ruhenden Stellen als positive Erregung, jede Positivität als negative Erregung auffaßt und unter Umständen die Erregung lokalisiert sein, unter Umständen sich ausbreiten läßt. Ich führe an dieser Stelle diese Erwägungen nur deshalb an, damit der Leser die großen Schwierigkeiten erkennen möge, die gerade mit der Definition der von uns am meisten gebrauchten Begriffe verbunden sind, Schwierigkeiten, die allerdings von einzelnen Autoren anscheinend glatt überwunden werden. Einzelne machen es z. B. wie Biedermann, indem sie vorziehen, eine Definition dieser Grundbegriffe überhaupt nicht zu geben. Ein berühmter Physiologe antwortete mir einmal auf meine Frage, was er unter Erregung verstehe, in sehr charakteristischer Weise: „Erregung ist ein Wort." Andere Autoren geben zwar Definitionen, deren Unzulänglichkeiten aber für alle in Betracht kommenden Fälle sich dartun lassen, oder sie führen in der Definition hypothetische Vorgänge ein, die ihrerseits je nach Willkür in ihrem Vorhandensein angenommen oder auch nicht angenommen werden können, da wir für ihr objektives Stattfinden keine genügenden Anhaltspunkte besitzen. Zu diesen Autoren gehört z. B. Verworn.

Bei der Besprechung der Erregungsgesetze komme ich nochmals auf die hier angedeuteten Schwierigkeiten zurück. Einstweilen bitte ich den Leser, bei Reiz,

Erregung, Leitung, Erfolg, im folgenden zunächst beiläufig immer an das zu denken, was in unserem Ausgangsbeispiel relativ klar vorliegt.

Reizbarkeit, Erregbarkeit und Leitfähigkeit haben wir so vorläufig als Fundamentaleigenschaften der Nerven kennen gelernt. Durch feinere Hilfsmittel bzw. auf indirektem Wege lassen sich noch zwei weitere fundamentale Eigentümlichkeiten der Vorgänge im Nerven feststellen. Einmal kann es heute als gesichert gelten, daß dem Nerven ein Stoffwechsel zukommt, der bei der Tätigkeit erhöht ist. Sodann ist zu beachten, daß auch der völlig unveränderte Nerv bei seiner Tätigkeit elektrische Erscheinungen darbietet, daß die Erregungswelle von einer „Negativitätswelle" begleitet ist. Diese Eigenschaft wird uns in besonderen Kapiteln beschäftigen. Hervorzuheben ist nun, daß alle erwähnten fundamentalen Eigenschaften einen genügend intakten und lebensfrischen Nerven voraussetzen. Speziell erscheint die Leitfähigkeit an unversehrte Kontinuität im weitesten Sinne des Wortes in der Art gebunden, daß der Nerv nicht erheblich alteriert sein darf. Daß Unterbindung, mechanische Trennung, Durchschneidung, jeder stärkere Insult die Leitfähigkeit aufhebt, sei als selbstverständlich nur nebenbei bemerkt. Daß lokale Narkose und eine ganze Reihe anderer Einwirkungen schließlich diesen Effekt haben, ist klar (vgl. Kap. XII). Daß hierbei zum normalen Zustand des Nerven auch normale Färbbarkeit gerechnet werden muß, normale chemische Zusammensetzung, normaler Wassergehalt usw., ist eigentlich nicht zu verwundern.

B. Die Leitfähigkeit.

1. Gesetze der Nervenleitung.

In bezug auf die Leitfähigkeit haben wir zweier Gesetze besonders zu gedenken: nämlich des Gesetzes der isolierten Leitung und des Gesetzes des doppelsinnigen Leitvermögens. Das Gesetz der isolierten Leitung läßt sich dahin formulieren, daß sichere Beispiele nicht bekannt sind, bei welchen im unversehrten Nerven ein Übergreifen des Erregungsvorganges einer Nervenfaser auf eine andere benachbarte stattfindet. Man hat früher geglaubt, daß dieses Gesetz der Nervenleitung auch für verletzte Nerven Gültigkeit habe, doch ist einwandfrei dargetan worden, namentlich durch Hering und Uexküll, daß am Querschnitt die ankommende Erregung durch Vermittelung der später zu betrachtenden negativen Schwankung des Nervenstromes auf benachbarte Fasern überzugehen vermag.

Bei Besprechung der Negativitätswelle werde ich auf diesen Ausnahmefall, übrigens den einzigen bekannten des Gesetzes von der isolierten Leitung, zurückkommen. Ich betone, daß wir hier nur von der Leitung im peripheren Nervensystem sprechen und namentlich alle Vorgänge in der grauen Substanz des zentralen Nervensystems von der Betrachtung ausschließen.

Das Gesetz der doppelsinnigen Leitung im Nerven besagt, daß der Leitungsvorgang von der primär erregten Stelle aus nach beiden Seiten fortschreitet. Im normalen Geschehen leiten die zentripetalen, sensiblen Nerven die ihnen normal zugehende Erregung von der Peripherie zum Zentrum, die zentrifugalen oder motorischen vom Zentrum zur Peripherie. Es lag nahe, sich vorzustellen, daß dies darauf beruhe, daß die Nerven selbst die Richtung zum und vom Zentrum

bevorzugen, oder überhaupt strenge nur in einer Richtung leiten [1]). Diese letztere Möglichkeit wird auf das allersicherste und bestimmteste durch das Experiment ausgeschlossen, ja, es ist wahrscheinlich, daß auch in quantitativer Beziehung kein axialer Charakter der Nervenfasern besteht, wenigstens nicht, so lange dieselben nicht durch lokale Einwirkungen verändert sind. Es ist mir zwar in der Literatur kein Fall bekannt, daß für den Nerven hierbei irreziprokes Leitvermögen nachgewiesen worden wäre, glaube aber, daß es in ähnlicher Weise möglich ist, wie es Engelmann [2]) für die Muskeln beschrieben hat. Der bei oberflächlicher Betrachtung vorhandene axiale Charakter beruht auf Verhältnissen in den Endorganen, die bald reagieren, bald für die ankommende Erregungswelle völlig unempfindlich sind. Wie aber auch immer im übrigen die Reizung geschehen mag, stets reagiert das Zentralorgan in prinzipiell gleicher Weise (spezifische Energien der Sinnesnerven) und ebenso erwidert das Erfolgsorgan im allgemeinen nur auf eine Art. Hermann [3]) hat dies das Gesetz des unabänderlichen Erfolges genannt. Doch hält es z. B. Hering [4]) auch für möglich, daß in derselben Nervenfaser ganz verschiedene Vorgänge Platz greifen und weitergeleitet werden, die dann selbstverständlich auch im Erfolgsorgan mit verschiedenen Wirkungen verknüpft sind. Ferner ist es nicht sichergestellt, ob nicht dieselben Nervenfasern bei schwacher Reizung, z. B. motorische, bei starker Reizung hemmende Impulse übermitteln und umgekehrt.

In der Tat ist bei periodischen Einwirkungen derartiges gesehen worden. Hierbei handelt es sich entweder beim motorischen Nerven um einen Vorgang im Übertragungsorgan vom Nerven auf Muskel, oder auch um ein gewisses paradoxes Verhalten bei Einwirkung lokaler Narkose (vgl. Kap. XII) auf den Nerven.

Hierher gehört unter anderem das eigentümliche Verhalten der Krebsscherennerven, das von Biedermann [5]) und neuerdings von Fröhlich [6]) studiert wurde. Der letztere kommt im Anschluß an die Vorstellungen von Wedenski zu dem Schlusse, daß es Hemmungsnerven, die direkt mit dem Muskel verbunden sind, nicht gibt; vielleicht sind die merkwürdigen Ergebnisse von Nicolaides und Dontas [7]), die im Nerv-Muskelpräparat des Frosches hemmende Fasern gefunden haben wollen, ebenfalls anderer Deutung fähig [8]). Man sehe zur Frage der Möglichkeit des Stattfindens qualitativ verschiedener Prozesse in äußerlich ähnlichen Nerven auch Asher [9]). Derselbe kommt zu einem verneinenden Ergebnis (vgl. Kap. V, C).

[1]) Vgl. die Kritik der Lehre von der einsinnigen Leitungsfähigkeit der Nervenfasern bei du Bois-Reymond, Untersuchungen **2**, 2. Abschnitt, S. 570 ff. — [2]) Engelmann, Pflügers Arch. **62**, 400, 1896. — [3]) Vgl. dessen Handbuch **2** (I), 7. — [4]) Zur Theorie der Nerventätigkeit, akademischer Vortrag. Leipzig 1899. — [5]) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. **95**, III. Abt., 1887; Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **97**, 1888 und Biedermann, Elektrophysiologie, S. 524 ff. u. 600 ff. — [6]) Zeitschr. f. allgem. Physiol. **7**, 393 u. 444, 1907. — [7]) Arch. intern. d. physiol. **5**, 118, 1907 (Compt. rend. d. VII. Congrès intern. d. physiol.; Fascic. IV, p. 118, Heidelberg) und Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., phys.-math. Kl., 1907, Nr. 18, S. 1. — [8]) Vgl. Nicolai, Biophysik. Zentralbl. **3**, 17, 1907; man sehe auch: F. W. Fröhlich, Über periphere Hemmungen, Zeitschrift f. allgem. Physiol. **7**, 444, 1907; Derselbe, Zur Frage der hemmenden Fasern in den Muskelnerven, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1908, S. 392; Woolley, Journ. of Physiol. **36**, 177, 1907/08; Jaederholm, Pflügers Arch. **114**, 248, 1906; A. Grebenstschikoff u. M. Griffin (unter Wedenskys Leitung), Travaux de la Soc. Imp. des Naturalistes de St. Pétersbourg **38** (1907). — [9]) Zeitschr. f. Biol. **47**, 87; Studien über antagonische Nerven, Nr. 1.

Das Gesetz der doppelsinnigen Leitung im Nerven hat eine ganze Reihe von Experimenten, sogenannten Beweisen für dasselbe gezeitigt. Einige von ihnen können in ihrer Beweiskraft als vollkommen abgetan gelten.

Dies gilt namentlich von dem Versuche von Paul Bert[1]), der das Ende eines Rattenschwanzes anfrischte und in eine frische Hautwunde an der Schwanzwurzel transplantierte. Schneidet man, sobald Anwachsung erfolgt ist, den Rattenschwanz in der Mitte durch, so sollten nach Paul Bert sofort die beiden durchschnittenen Enden empfindlich sein. Nach ihm wäre das nur durch die Annahme zu erklären, daß die alten sensiblen Nerven die Erregung in umgekehrtem Sinne wie normal von der Schwanzmitte zur Hautwunde hingeleitet hätten. Kochs[2]) konnte diese Angaben durchaus nicht bestätigen. Aus der Kette der Beweise auszuschalten ist auch der Versuch, durch Verheilung eines motorischen mit einem sensiblen Nerven ein Gebilde zu erhalten, dessen Reizung Empfindung auslöst und andererseits ein peripheres Erfolgsorgan in Tätigkeit setzt, wie dies durch kreuzweise Verheilung des durchschnittenen Hypoglossus mit dem Lingualis zuerst Bidder anstrebte[3]).

Philipeaux und Vulpian[4]) sahen hier positiven Erfolg und nach ihnen auch Rosenthal[5]) und Bidder[6]), während Gluge und Thiernesse[7]) sich von der tatsächlichen Richtigkeit der Angaben Vulpians[8]) nicht überzeugen konnten. Der Versuch verlor an Beweiskraft, als Vulpian angab, daß die motorischen Wirkungen bei der Lingualisreizung durch die Chordafasern bedingt waren und andererseits die Schmerzhaftigkeit des Hypoglossus sich als sensibilité récurrente deuten ließ. Heute sind die Autoren einig[9]), daß eine Vereinigung zentrifugaler und zentripetaler (motorischer und rezeptorischer) Fasern nicht möglich, oder wenigstens bisher nicht sicher erzielt worden ist.

Als einer der sichersten Beweise für das doppelsinnige Leitungsvermögen wird der sogenannte Zweizipfelversuch von Kühne[10]) angeführt. Beim *M. sartorius* des Frosches läßt sich das untere Ende desselben durch einen sagittalen Schnitt so teilen, daß jeder Zipfel von getrennten Nervenästen versorgt wird, die aber ihrerseits zu einer Teilungsstelle im Nerven hinführen, bzw. von einer Teilungsstelle ausgehen. Reizt man jetzt den einen Zipfel, so zuckt auch der andere. Nach Kühne ist die Erklärung des Versuches nur so möglich, daß die Erregung von dem gereizten Zipfel bis zur Teilungsstelle und von da in den anderen Zweig des Achsenzylinders hineingeht.

Kühne hat später noch einige weitere nach ihm wesentlichere Experimente angestellt. Es gelang ihm, den *Musculus gracilis*[11]) in zwei Teile so zu zerteilen, daß die Muskelhälften ausschließlich durch ein Nervenästchen miteinander verbunden blieben. Auch hier liegen die Teilungen der primitiven Fasern im gemeinsamen Nervenstamm. Hier zucken nun stets beide Hälften, wenn man auch nur die Nerven der einen Hälfte elektrisch reizt. Wegen etwaiger Einwände gegen die Beweiskraft des Versuches (Möglichkeit von schleifenartigem Verlauf der Achsenzylinder des einen Nerven in den anderen hinein, sekundäre Erregung durch die Aktionsströme der Muskeln) muß auf das Original verwiesen werden.

---

[1]) Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1864, p. 82; Compt. rend. **84**, 173, 1877. — [2]) Biol. Zentralbl. **7**, 523, 1888. — [3]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842, S. 102. — [4]) Compt. rend. **51**, 363, 1860; **56**, 54, 1863. — [5]) Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1864, S. 449. — [6]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865, S. 246. — [7]) Bull. d. l'acad. de Belg. (2) **16**, 65, 1863; Gaz. hebdom. 1864, p. 423. — [8]) Compt. rend. **76**, 146, 1873; Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1873, p. 597. — [9]) Vgl. namentlich auch Langley u. Anderson, Journ. of Physiol. **31**, 366 u. 367, 1904; Bethe, Pflügers Arch. **116**, 479, 1907. [10]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 595. — [11]) Zeitschr. f. Biol. **22**, 305, spez. 317, 1886.

Überzeugender noch als diese Kühneschen Experimente ist der Versuch von Babuchin[1]) am elektrischen Organ des Malapterurus. Dieses Organ wird nämlich von einem einzigen großen Achsenzylinder versorgt, der sich vielfach verteilt. Hier genügt die Reizung eines einzelnen Astes, um das ganze Organ zu entladen. Nach Manthey[2]), der den Versuch wiederholte, genügt die Durchtrennung mit der Schere als Reiz. Kühne hebt hervor, daß dieser Versuch bis jetzt überhaupt nur von zwei Sterblichen gesehen worden ist; er erkennt ihn im übrigen an[3]).

Es ist beachtenswert[4]), daß hier vom Standpunkte der Fibrillentheorie eine gewisse weitere Ausnahme von dem Gesetze der isolierten Leitung postuliert werden kann. Hätte die Babuchinsche Nervenfaser nur eine Fibrille, die sich ebenso in alle Zweige hineinteilte, wie das vom Achsenzylinder im ganzen behauptet werden kann, so würde der Versuch, die Richtigkeit der Fibrillentheorie vorausgesetzt, allerdings auch für die Fibrille das doppelsinnige Leitvermögen erhärten. Falls es sich aber nicht um eine Teilung der Fibrillen, sondern im wesentlichen nur um eine Verteilung derselben auf die verschiedenen Äste handelt, so würde der Versuch dartun, daß das Gesetz der isolierten Leitung innerhalb einer einzelnen Nervenfaser für die Fibrillen nicht mehr gilt, und Ähnliches würde man von dem Zweizipfelversuch von Kühne sagen können. Insofern in den einzelnen Achsenzylindern Fibrillennetze vorkommen (vgl. oben S. 794), ist die Frage der isolierten Leitung für die einzelne Fibrille gegenstandslos.

Den Versuchen von Kühne und Babuchin werden passend die Axonreflexe Langleys[5]) angereiht. Langley und Anderson[6]) bestätigten eine Beobachtung von Sokownin[7]), daß man bei Reizung des zentralen Endes eines durchschnittenen Hypogastricus Kontraktion der Blase der entgegengesetzten Seite auch dann erhalten kann, wenn alle Verbindungen des *Ganglion mesentericum inferius* mit dem Rückenmark zerstört sind. Langley zeigte, daß afferente Fasern, die einen wahren Reflex vermitteln können, hier nicht existieren, daß Degenerationen der präganglionären Sympathicusfasern, sowie Nicotinvergiftung diesen Pseudoreflex aufheben. Nach seiner Meinung, die von den Physiologen, wie es scheint, allgemein acceptiert wird, verläuft hier die Erregung antidrom in efferenten präganglionären Fasern, um mittels Kollateralen auf periphere Ganglien, in diesem Falle der anderen Seite, und endlich auf postganglionäre Fasern überzugehen, die direkt zu der Muskulatur der Blase verlaufen[8]). Außer diesen kontralateralen Axonreflexen kommen homolaterale vor. Auch postganglionäre Axonreflexe hält Langley für möglich; sie sind aber bis jetzt nicht sicher erwiesen. In allen diesen Fällen würde also, wie bei dem Versuch von Babuchin und Kühne, die motorische Erregung rücklaufen und dann erst auf das Erfolgsorgan übergehen. Diesen Versuchen an motorischen Nerven

---

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877, S. 262. — [2]) Ebenda 1882, S. 75 u. 387. — [3]) Zeitschr. f. Biol. 22, 341, 1886. Der Versuch wurde wiederholt durch Gotch 1900; E. A. Schäfer, Text Book of Physiol., Vol. II, p. 457. — [4]) Vgl. Kühne, Zeitschr. f. Biol. 22, 330, 1886; Kühne und Steiner: Unters. a. d. physiol. Inst. zu Heidelberg 3, 149 ff., 1879. — [5]) Vgl. dieses Handbuch 4, I. Abt., 124. — [6]) Journ. of Physiol. 16, 412, 1894. — [7]) Pflügers Arch. 8, 600, 1874. — [8]) Vgl. Ergebn. d. Physiol. 1903, 2. Jahrg., II. Abt., S. 818 ff.

stehen nun analoge an sensiblen zur Seite. Sherrington[1]) reizte bei durchschnittenem Bulbus den auf 3 cm isolierten *Funiculus gracilis* mit schwachen Induktionsströmen oder mechanisch und erhielt alsdann Bewegungen der Hinterteile und des Perineums. Spezielle Durchschneidungsversuche zeigen, daß die Erregung durch die hinteren Stränge geleitet wird. Sherrington nimmt an, daß hier an sonst afferenten zum Gehirn leitenden Bahnen eine antidrome Leitung nach unten erfolge und auf irgend eine Weise motorische Effekte bewirken könne.

Bayliss[2]) konnte die Beobachtung Strickers bestätigen, wonach gewisse gefäßerweiternde Fasern durch die hinteren Wurzeln das Rückenmark verlassen. Die Frage, wie weit hierdurch das Bellsche Gesetz verletzt ist, findet sich in diesem Handbuch **4**, 310 diskutiert. Hier interessiert uns die Deutung von Bayliss, wonach es für gewöhnlich afferente Fasern sein sollen, die für antidrome Leitung in Betracht kommen.

Bayliss[3]) fand nämlich, daß nach Zerstörung des Spinalganglions die Gefäßerweiterung nicht mehr eintritt, während sie bei Durchschneidung der hinteren Wurzeln und Reizung des peripheren Stumpfes allein bestehen bleibt. Wären es efferente Fasern, so müßte im letzteren Falle Degeneration auftreten, was nach Morat[4]) (allerdings erst in längerer Zeit) der Fall ist. Bayliss diskutiert neben einer anderen Möglichkeit, daß diese vasodilatatorischen Fasern peripher in den Nervennetzen enden, aus denen sie für gewöhnlich afferente Impulse dem Rückenmark zutragen. Bemerkenswert ist, daß diese Vasodilatatoren reflektorischer Erregung fähig sind. Es findet also hier eine Übertragung normaler Erregung auf hintere Wurzelfasern statt. Erwähnenswert ist in dieser Beziehung, daß nach Gotch und Horsley[5]) die hinteren Wurzeln negative Schwankungen zeigen können, sowohl bei Reizungen des Rückenmarks, als auch reflektorisch bei Reizung einzelner sensibler Wurzeln und bei Strychninvergiftung während der Krampfanfälle, was bei Reizungen der vorderen Wurzeln nach den übereinstimmenden Angaben derselben Autoren, sowie von Hermann[6]) und Bernstein[7]) niemals der Fall ist (Irreziprozität der Reflexleitung[8]).

Die eben erwähnten Versuche führen uns zu dem Wege, auf dem bereits durch du Bois-Reymond[9]) das doppelsinnige Leitvermögen der Nerven entschieden wurde. du Bois-Reymond untersuchte die vorderen und hinteren Wurzeln und fand auch am zentralen Ende der vorderen und am peripheren der hinteren beim Tetanisieren die negative Schwankung des Ruhestromes. Eine

---

[1]) Proc. Roy. Soc. **61**, 243, 1897. — [2]) Journ. of Physiol. **26**, 173, 1900/01; **28**, 1276, 1902; Proc. of the physiol. Soc. **25**, 13, 1899/1900; **26**, 2, 1900/01. — [3]) Ergebn. d. Physiol. 1906, S. 319; Journ. of Physiol. **28**, 276, 1902. — [4]) Dieses Handbuch **4**, 311. — [5]) On the Mammalian Nervous System, its Functions, and their Localisation determined by an Electrical Method, Physiol. Labor. of the University of Oxford 1891, p. 487 ff. — [6]) Pflügers Arch. **80**, 41, 1900; **82**, 409, 1900; **90**, 232, 1902. Siehe auch Jahresber. 1898, S. 31; 1900, S. 45. Ferner Lehrbuch d. Physiol., 11. Aufl., S. 421, Berlin 1896. — [7]) Pflügers Arch. **73**, 374, 1898; **79**, 423, 1900; **81**, 138, 1900; **83**, 181, 1901; **89**, 593, 1902; **90**, 583, 1902. — [8]) Vgl. dieses Handb. **4**, 286. Die reflektorische Erregung hinterer Wurzeln durch andere konnten Hermann und Bernstein nicht bestätigen. Man vgl. auch Mislawsky, Zentralbl. f. Physiol. **14**, 217, 1900; Kohnstamm, Ebenda, S. 457. — [9]) du Bois-Reymond, Untersuchungen **2**, 1. Abschn., S. 587.

Reihe von Einwänden gegen das Zwingende des hier gezogenen Schlusses hat Kühne[1]) geltend gemacht, die aber heute kaum mehr ein besonderes Gewicht haben können. Kühne selbst hat mit Steiner[2]) zusammen weitere Beweise am *Nervus opticus* geliefert. du Bois-Reymond[3]) brachte weitere Versuche an den rein zentrifugalen Nerven des elektrischen Organs von Torpedo bei. Unter den neueren Versuchen, welche innerhalb der Fehlergrenze ein beiläufig völlig gleiches Verhalten des Nerven ergaben, gleichgültig, in welcher Richtung ihn die Erregungswelle durchlief, sind die Versuche von Garten und Nicolai[4]) am *Nervus olfactorius* zu nennen.

In der oben erwähnten Arbeit von Gotch und Horsley ist ein umfangreiches Material zusammengetragen, aus welchem hervorgeht, daß auch die Fasern des Zentralnervensystems an jeder Stelle erregbar sind und die künstlich gesetzte Erregung weiterleiten. Die gegenteilige Behauptung rührt von van Deen[5]) und Schiff[6]) her; namentlich der letztere glaubt, die weißen Fasern der Zentralorgane hätten wohl die Fähigkeit, die normalen Erregungen weiterzuleiten, sie seien entweder, wenn es sich um Bewegungsimpulse handelte, kinesodisch, oder, wenn es sich um Empfindungsimpulse handelte, ästhesodisch, aber sie könnten selbst durch äußere Reize nicht in Erregung versetzt werden. Gegen diese Auffassung haben sich auf Grund zahlreicher Experimente namentlich Fick[7]), Luchsinger[8]) und Biedermann[9]) ausgesprochen, und Schiffs Ansicht hat heute kaum noch Anhänger. Die nähere Diskussion dieser Versuche müßte Vorgänge auch in den Zentralorganen in den Kreis der Betrachtung ziehen, deren Darstellung nicht meine Aufgabe ist. Es genüge daher der Hinweis auf die Literatur.

2. Geschwindigkeit der Nervenleitung.

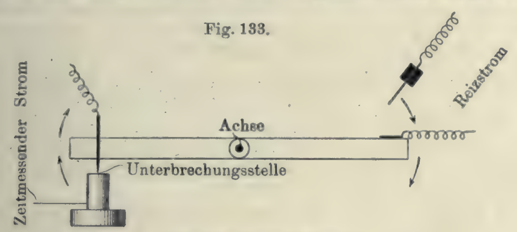
Der Leitungsvorgang findet mit einer gewissen annähernd konstanten Geschwindigkeit statt.

Die direkte Messung derselben gelang zuerst Helmholtz. Während man noch kurze Zeit vorher (Johannes Müller[10]) die Geschwindigkeit nervösen Geschehens für unmeßbar groß hielt und ihm „Gedankenschnelligkeit" vindizierte, ergab sich hierbei das überraschende Resultat, daß man es mit einem

[1]) Zeitschr. f. Biol. **22**, 344 ff., 1886. — [2]) Untersuchungen a. d. physiol. Inst. Heidelberg **4**, 64, 1881. — [3]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887, S. 106. Man sehe auch die auf S. 108 gegebene Anmerkung gegen die zitierte Ausführung Kühnes. — [4]) Garten, Beitr. z. Physiol. d. marklosen Nerven 1903, S. 23. Eine scheinbare Ausnahme vom doppelsinnigen Leitvermögen des Nerven könnte bis zu einem gewissen Grade in der Existenz eines sogenannten Axialstromes gefunden werden, auf den wir an späterer Stelle eingehen; vgl. S. 864. Nicolai, Engelmanns Arch. 1905, Suppl., S. 341 ff., speziell S. 360. — [5]) Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. **3**, 393; Moleschott, Untersuch. z. Naturl. **7**, 380, 1860. — [6]) Pflügers Arch. **28**, 537, 1882; **29**, 537, 1882; **30**, 199, 1883; **31**, 357, 1883; **38**, 182, 1886. — [7]) Ebenda **2**, 414, 1869; Engelken, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 198; vgl. auch Dittmar, Ber. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1870, S. 18. — [8]) Pflügers Arch. **22**, 169, 1880. — [9]) Sitzungsber. d. Wiener Akad. **87**, Abt. 3, 1883; Elektrophysiologie 1895, S. 508. Man sehe noch Mendelssohn, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883, S. 281 u. 1885, S. 288; Gad, Ebenda 1886, S. 263; Sirotinin, Ebenda 1887, S. 154; de Boeck, Ebenda 1889, S. 238; Uschinsky, Pflügers Arch. **37**, 57, 1885; Hoche, Neurol. Centralbl. 1885, Nr. 17 und 1900, Nr. 21; Muchin, Zeitschr. f. Biol. **32**, 29, speziell 33, 1895. — [10]) Handb. d. Physiol. **1**, 4. Aufl., S. 581, 583. Coblenz 1844.

selbst im Vergleiche zur Schallfortpflanzungsgeschwindigkeit recht langsamen Vorgange zu tun hat (für den Froschischiadikus etwa 27 m). Helmholtz[1]) wandte zwei Methoden an. Er bestimmte einmal mit Pouillets zeitmessender Methode mit Hilfe der Ausschläge eines Galvanometers die Zeit, welche zwischen dem Reizmoment und dem Beginn der Muskelzuckung verläuft, sowohl wenn die Reizelektroden nahe lagen als wenn die Reizelektroden weit vom Muskel entfernt waren. Die Differenzen der beiden zu ermittelnden Zeiten bezog Helmholtz auf die Leitungsgeschwindigkeit des Erregungsvorganges in der Nervenstrecke. Das Vorgehen von Helmholtz hat sich

Fig. 133.

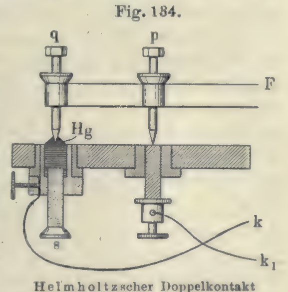


Helmholtzsche Wippe.

nachher als durchaus berechtigt erwiesen. Prinzipiell wäre es aber denkbar gewesen, daß die Verzögerung in der Kontraktion bei entfernter Reizung einen anderen Grund gehabt hätte als eine wellenförmige Fortpflanzung der Erregung, welche Möglichkeit man bei Helmholtz nicht diskutiert findet. Auch heute ist es noch keineswegs gesichert, daß die Erregung sich als reine Welle über den Nerven ausbreiten kann, wenn in erster Annäherung eine solche auch vorliegt.

Helmholtz braucht hierbei zwei Vorrichtungen. Einmal mußte er einen Strom zum Galvanometer zulassen, in demselben Moment, in welchem er den primären Kreis eines Schlitteninduktoriums öffnete; hierzu diente die Helmholtzsche Wippe, die in obenstehender Fig. 133 schematisch abgebildet ist, sodann mußte im Momente der Muskelkontraktion dieser Stromkreis geöffnet werden, ohne daß er sich später etwa beim Erschlaffen des Muskels abermals schloß. Das bloße Öffnen durch Abheben des Hebels von der Unterlage wäre sehr einfach gewesen, um aber ein Wiederschließen zu vermeiden, bedurfte es eines Kunstgriffes. Zu diesem Zwecke war am Hebel *F* (man sehe die nebenstehende Fig. 134, welche sich auf eine du Bois-Reymondsche[2]) Verbesserung der ursprünglichen Helmholtzschen Vorrichtung bezieht) eine zweite Kontaktstelle angebracht, bei der aber nicht der Stift wie bei der ersten auf einer Platte ruhte, sondern eine Quecksilberkuppe berührte, in der Art, wie es die Fig. 134 zeigt, unter Benutzung der Adhäsion des Quecksilbers. Beim Abheben des Hebels wird der Strom zunächst am ersten Kontakt unterbrochen,

Fig. 134.



Helmholtzscher Doppelkontakt mit Quecksilberfaden modifiziert von du Bois-Reymond.

---

[1]) Monatsber. d. Berliner Akad. 1850, S. 14; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850, S. 71, 276; 1852, S. 199. — [2]) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandl. 1, 216 ff.

und zwar im Momente der Erhebung. Dann erst reißt die Quecksilberverbindung, das Quecksilber nimmt seine gewöhnliche Ruheoberfläche an, und beim Niederfallen des Hebels bleibt der Stift oberhalb des Quecksilbers. Der am Galvanometer zu beobachtende Ausschlag ist der Elektrizitätsmenge proportional, die durchgeschickt wird. Wenn also der Stromkreis praktisch frei von Kapazität und Selbstinduktion ist, so wird der Ausschlag bei bekannter elektromotorischer Kraft proportional der Schlußzeit.

Die zweite Methode, die Helmholtz anwandte, war insofern einfacher, als hierbei die Muskelzuckung zum ersten Male lediglich auf einer rotierenden berußten Fläche verzeichnet wurde. Die beiden Kurven von der näheren und der ferneren Reizstelle haben, wenn an derselben Stelle der Abszisse der Reiz einwirkt, einen Abstand voneinander, aus dem sich unmittelbar, falls die Geschwindigkeit der Schreibfläche bekannt ist, die Differenz der Latenzzeiten entnehmen läßt. Damit die Versuche sehr gut gelingen, ist es nötig, den Nerven abzukühlen, weil sonst die zu messenden Differenzen zu klein werden.

Außerdem muß man den Versuch so einrichten, daß die (möglichst maximalen) Muskelzuckungen von beiden verschiedenen Stellen so identisch wie möglich ausfallen, weil sonst die hierdurch verursachten Differenzen in der Latenzzeit größer werden können als diejenigen, die durch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Leitungsvorganges im Nerven bedingt sind. Das Einhalten dieser Bedingungen hat Helmholtz nicht geringe Schwierigkeiten verursacht.

Spätere Untersuchungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im motorischen Nerven (ohne Zuhilfenahme der elektrischen Phänomene) wurden dann am Menschen von Helmholtz [1]), Helmholtz und Baxt [2]), Place [3]), Oehl [4]) und Alcock [5]) angestellt. Chauveau [6]) untersuchte die Vagusfasern der Warmblüter, Valentin [7]) den Murmeltiernerven und zahlreiche Forscher, so Munk [8]), Bezold [9]), Rutherford [10]), Wundt [11]) und Rosenthal [12]), Cousot [13]), Lautenbach [14]), Efron [15]), Vintschgau [16]), R. du Bois-Reymond [17]), Engelmann [18]) und G. Weiss [19]) das gewöhnliche Froschmuskelpräparat. Munk, du Bois-Reymond und G. Weiss bedienen sich dabei der Pouilletschen zeitmessenden Methode, Engelmann seines Registrierverfahrens mit seinem Pantomyographion. Hierbei wurde die Frage aufgeworfen, ob die Geschwindigkeit des Nerven in allen seinen Teilen einen konstanten Verlauf zeigt, eine Frage, die Munk verneint, R. du Bois-Reymond, Engelmann und G. Weiss bejahen.

In Versuchen Engelmanns zeigt sich die höchste Eleganz der graphischen Registriermethode nach der zweiten Helmholtzschen Anordnung. Die nachstehende Fig. 135 ist dem Original entnommen und zeigt, wie die Zuckungskurven bei Reizung vier verschiedener äquidistanter Reizstellen differieren.

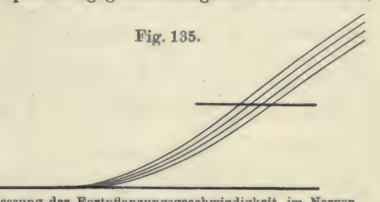
---

[1]) Heidelberger Jahrbücher, Dezember 1867. — [2]) Monatsber. d. Berliner Akad. 1867, S. 228. — [3]) Pflügers Arch. **3**, 424, 1870. — [4]) Oehl, Arch. ital. de Biol. **24**, 231, 1895. — [5]) Alcock, Proc. Roy. Soc. London **72** u. Journ. of Physiol. **30**, 25, 1904. — [6]) Acad. scienc. **87**, 95, 138, 238, 1878. — [7]) Moleschotts Unters. **10**, 526, 1868. — [8]) Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1860, S. 798. — [9]) Unters. über d. elektr. Erregung d. Nerven u. Muskeln. Leipzig 1861. — [10]) Journ. f. anat. and physiol. **2**, 87, 1868. — [11]) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren, I. Erlangen 1871, I. Abt.; Stuttgart 1876, II. Abt. — [12]) Monatsber. d. Berliner Akad. 1875, S. 419; Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1883, Suppl., S. 240. — [13]) Bull. acad. med. de Belgique (4) **11**, 11, 1897. — [14]) Arch. des sciences phys. et nat. 1877, Juillet. — [15]) Pflügers Arch. **36**, 467, 1885. — [16]) Ebenda **30**, 17, 1883; **40**, 68, 1887. — [17]) Zentralbl. f. Physiol. **13**, 513, 1899; Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1900, Suppl., S. 68. — [18]) Engelmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1901, S. 1. — [19]) G. Weiß, Journ. de Physiol. et de Pathol. génér. 1903.

Man sieht schon bei unmittelbarem Augenschein, daß diese Figur nicht wohl anders als mit der Annahme einer wesentlich konstanten Fortpflanzungsgeschwindigkeit vereinbar ist. Die Originalkurven sind hier fünfmal vergrößert. Engelmann hat eine Reihe von möglichen Fehlerquellen durch seine Anordnung beseitigt, namentlich mit Hilfe seiner Tunnelelektroden.

Die verschiedenen Angaben über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Froschnerven stimmen ziemlich mit denen von Helmholtz überein. Beim Menschen wurden von verschiedenen Autoren erhebliche Differenzen gefunden und noch größer sind die Abweichungen von den Werten des Froschnerven und bei den Vagusfasern, die den Oesophagus bzw. die Kehlkopfmuskeln versorgen. Chauveau fand für die letzteren 60 m, während er für die ersteren nur 8 m angibt, und nach den Untersuchungen von Valentin sinkt beim winterschlafenden Murmeltier die Fortpflanzungsgeschwindigkeit stark herunter, z. B. auf 1 m in der Sekunde und eventuell weniger. (Hierbei kommt es sehr viel auf die Temperatur an, bei der die Bestimmungen gemacht werden, vgl. unten.) Sehr kleine Werte erhält man noch bei der Untersuchung markloser Nerven Wirbelloser; so schätzt Fick die Fortpflanzung der Erregung bei Anodontanerven auf nur 1 cm pro Sekunde. Fredericq und Vandervelde[1]) bei Hummernerven auf 6 bis 12 m, Uexküll[2]) bei *Eledone moschata* auf 0,4 bis 1 m. Neu belebt ist die Frage durch den Streit der neurogenen und myogenen Theorie für die Leitfähigkeit im Herzmuskel geworden, seitdem Engelmann die Fortpflanzung der Leitung im Herzen durch Nerven wegen der geringen Leitungsgeschwindigkeit für unmöglich erklärt hatte. Carlson[3]), der bekanntlich die Schlagfolge des Limulusherzens beim erwachsenen Tier als neurogen erwies, stellte eine Reihe von Versuchen bei den verschiedensten Nerven an; er behauptete, daß, wenn das Erfolgsorgan träge reagiert, auch der Leitungsvorgang im Nerven langsam sei. Gewisse Beobachtungen von Sachs[4]) scheinen nach Korrektur der anhaftenden Fehler durch du Bois-Reymond in dem Sinne zu sprechen, daß bei der Kröte mit ihren träge reagierenden Muskeln auch die Leitungsgeschwindigkeit geringer ist. Wedensky[5]) konnte in einer eigenen Nachprüfung diese Angabe nicht bestätigen. Der Abhandlung von Carlson entnehme ich umstehende Tabelle.

Fig. 135.



Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven nach Engelmann.
Vier identische Muskelkurven von vier verschiedenen Reizstellen des Nerven aus.

Die Leitungsgeschwindigkeiten im Nerven sind in dieser Tabelle alle auf gewöhnliche Art, d. h. unter Benutzung der Muskelkontraktion bestimmt. Wir werden sie später noch ergänzen um Werte, die lediglich auf Grund des

[1]) Bulletins de l'Académie Royale de Belgique, 2 sér., 47 (1879); Compt. rend. 91, 239, 1880. — [2]) Zeitschr. f. Biol. 30, 317, 1894. — [3]) Carlson u. Jenkin, Amer. Journ. of Physiol. 8, 251, 1903; Journ. of compar. Neurol. 14, 85, 1904; Carlson, Amer. Journ. of Physiol. 10, 401, 1904; 13, 217, 1904; 13, 351, 1905; 15, 136, 1906. — [4]) du Bois-Reymond-Sachs: Untersuchungen am Zitteraal, Leipzig 1881, S. 231. — [5]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883, S. 310.

Species	Muscle		Nerve	
	Muscle	Contraction time in seconds	Nerve	Rate of the impulse in m
Frog	gastrocnemius	0,10	sciatic (medullated)	27,00
Snake	hypoglossus	0,15	hypoglossus (medullated)	14,004
Lobster (Homarus)	adductor of forceps	0,25	ambulacral (non-medullated)	12,00
Spider crab . . .	adductor of forceps	0,50	ambulacral (non-medullated)	6,00
Hagfish	retractor of jaw	0,18	mandibular (non-medullated)	4,50
Squid (Loligo) . .	mantle (fin)	0,20	mantle nerve (non-medullated)	4,50
Limulus	adductor of forceps	1,00	ambulacral (non-medullated)	3,25
Hagfish	gill sac	0,45	Vagus (non-medullated)	2,50
Octopus	mantle	0,50	pallial (non-medullated)	2,00
Slug (Limax) . . .	foot	4,00	pedal (non-medullated)	1,25
Sea hare . . . . . (Pleurobranchaea)	foot	10,00	pedal (non-medullated)	0,75
Slug (Ariolimax) .	foot	20,00	pedal (non-medullated)	0,40
Limulus	heart	2,25	nerve plexus in heart (non-medullated)	0,40

elektrischen Verhaltens des Nerven gewonnen wurden. Bei dieser Gelegenheit (vgl. Kap. VII, B, 2 ff.) werden wir auch die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Temperatur unter anderen Umständen diskutieren. Elektrisch, aber mit Hilfe der Aktionsströme des Muskels, nicht des Nerven, wurde eine Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch Rietschel[1]) auf Veranlassung Gartens vorgenommen. In ähnlicher Weise hat Piper[2]) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im motorischen Nerven des Menschen bestimmt. Er reizte den *Nervus medianus* einmal in der Achselhöhle und sodann in der Bicepsfurche; die entstehenden Aktionsströme der Vorderarmmuskulatur leitete er zum Einthovenschen Saitengalvanometer ab. Er bekam den erstaunlich hohen Wert von 120 m in der Sekunde. Rietschel benutzte seine Methode unter anderem, um festzustellen, daß schon das Verweilen des Nerven in physiologischer Kochsalzlösung die Leitungsgeschwindigkeit vermindere. Die meisten Eingriffe auf den Nerven bewirken dies. Schon Valentin (l. c.) fand bedeutende Herabsetzung der Leitungsgeschwindigkeit an durch Äther narkotisierten Nerven. Popielski[3]) zeigte dasselbe für Cocaïn, und auch Fröhlich[4]), der den Einfluß von Narkose und Erstickung genauer unter-

[1]) Pflügers Arch. **92**, 563, 1902. — [2]) Piper, Ebenda **124**, 591, 1908; **127**, 474, 1909. — [3]) Zentralbl. f. Physiol. **10**, 251, 1896. — [4]) Zeitschr. f. allgem. Physiol. **3**, 455, 1904; vgl. Boruttau, Pflügers Arch. **84**, 350, 1901.

suchte, hat das gleiche Ergebnis gefunden. Beim vertrocknenden Nerven nimmt nach Durig[1]) ebenfalls die Leitungsgeschwindigkeit ab, wenigstens solange man übermäßige Reize vermeidet. Über den Einfluß der Reizstärke auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit vgl. Kap. VII, B, 2.

2a) Leitungsgeschwindigkeit in sensiblen Nerven.

Zu den bisher betrachteten Untersuchungen, die den Zweck hatten, die Leitungsgeschwindigkeit des motorischen Nerven zu messen, gehören nun auch eine Reihe von solchen, die sich zum Ziele setzten, gleiches für die sensiblen Nerven zu erreichen, indem man beim Menschen verschieden weit vom Zentralorgan entfernte Hautstellen reizte und die Reaktionszeit maß. Obschon im Mittel diese Untersuchungen ziemlich gut übereinstimmen mit den Resultaten, die am motorischen Nerven gewonnen sind, und es auch hier Helmholtz gewesen ist, der den ersten grundlegenden Versuch machte, so hat sich doch herausgestellt, daß diese Reaktionszeit je nach der Art der Reizung und nach verschiedenen Umständen so stark schwanken kann, daß Versuche durch Applikation des Reizes an verschiedenen Stellen bei weitem nicht diejenige Sicherheit für die Schlußfolgerungen erlauben, wie die zuerst erwähnten an motorischen Nerven.

Ich verweise daher kurz für die älteren Versuche auf die Darstellung von Hermann; aus der neueren Literatur hebe ich noch die Untersuchungen Oehls[2]), Boekelmanns[3]) und Kiesows[4]) hervor.

C. Stoffwechsel im Nerven.

1. Nachweis desselben durch Erstickung.

Zu den fundamentalen Eigenschaften des Nerven gehört, wie in den letzten Jahren unter Verworns Leitung von H. v. Baeyer[5]) gezeigt worden ist, auch ein gewisses Sauerstoffbedürfnis, wenigstens beim markhaltigen Froschnerven.

Da wir aus den Versuchen von Bunge[6]) und Weinland[7]) wissen, daß es Tiere gibt, welche in sauerstofffreier Atmosphäre existieren, die aber mit Nerven begabt sind, so erscheint es fraglich, ob auch für solche ein Bedürfnis nach freiem Sauerstoff existiert; aber es wäre ja sehr wohl möglich, daß hier andere Prozesse vorhanden sein müßten, die das Sauerstoffbedürfnis wenigstens indirekt befriedigen. Auch ist es durchaus nicht ausgeschlossen, daß intermediär bei dem Gärungsprozeß der Ascariden Sauerstoff auftritt.

Ranke[8]) und Ewald[9]) hatten schon untersucht, ob Sauerstoff für die Versuche nötig sei. Dieselben fanden ein negatives Ergebnis. v. Baeyers Untersuchungsmethode bestand im wesentlichen darin, daß ein Teil des Nerven in eine kleine Gaskammer gelegt wurde, ähnlich wie bei dem später noch zu erwähnenden Grünhagenschen Versuch, wo nun Wasserstoff und Stickstoff

---

[1]) Pflügers Arch. 92, 293, 1902. — [2]) Oehl, Arch. ital. de Biol. 17, 400, 1892. — [3]) W. A. Boekelmann, Het pantokymographion en eenige darmee venichte physiologische proeven. Utrechter Dissert. 8. 58 S., 7 Taf. Delft, Gräfe, 1894. — [4]) Zeitschr. f. psychol. u. physiol. Sinnesorgane 35, 132 bis 133. — [5]) Zeitschr. f. allgem. Physiol. 2, 169, 1903; vgl. Fröhlich, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven, Ebenda 3, 131, 1904; Baas, Pflügers Arch. 103, 276, 1904; Fillie, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 8, 493, 1908 (w. d. K.). — [6]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 8, 48, 1883/84; 14, 318, 1890. — [7]) Zeitschr. f. Biol. 42, 55, 1901. — [8]) Die Lebensbedingungen der Nerven. Leipzig 1868, W. Engelmann. — [9]) Pflügers Arch. 2, 142, 1869.

durchgeleitet wurde. v. Baeyer legte besonders Sorgfalt darauf, diese Gase von Sauerstoff völlig frei zu machen, und setzte andererseits seine Untersuchungen stundenlang fort. Das Resultat lautete konstant dahin, daß die Erregbarkeit des Nerven nach einigen Stunden ziemlich plötzlich ganz bedeutend sinkt, um nach wenigen Minuten durch Zulassung freien Sauerstoffs wieder die alte Höhe zu erreichen.

Daß die Erregbarkeit des Nerven nicht immer völlig Null wird, beruht auf unipolaren Wirkungen der Reizströme. Ich selbst habe die Versuche unter Anwendung von elektrolytisch entwickeltem Wasserstoff wiederholt bzw. nachgeprüft und sah den Nerven durch Beimengung von elektrisch entwickeltem Knallgas sich wieder erholen [1]).

2. Kohlensäureentwickelung und Wärmeproduktion.

Auf andere Weise ist es bisher nicht gelungen, einwandfrei darzutun, daß ein Stoffwechselvorgang im Nerven existiert. Waller hat geglaubt, aus gewissen Analogien der Einwirkung von Kohlensäure und vermehrter Tätigkeit auf Eigenschaften des Nerven schließen zu dürfen, daß im Nerven bei der Tätigkeit eine gesteigerte Kohlensäureentwickelung stattfindet. Doch konnte für den isolierten Froschischiadikus eine Kohlensäureausscheidung bisher überhaupt nicht objektiv dargetan werden.

Zur Bestimmung der Stoffwechselvorgänge in sehr kleinen Organen, auch im Nerven, hat Thunberg [2]) einen Mikro-Respirationsapparat konstruiert. Es war mit demselben möglich, die Tatsache der Kohlensäureentwickelung und des Sauerstoffverbrauches im Warmblüternerven festzustellen. Vorläufig ist es aber noch nicht gelungen, den Mehrverbrauch für den tätigen Zustand darzutun.

Ferner ist es nicht möglich gewesen, etwa das Stattfinden thermischer Prozesse im Nerven zu erweisen [3]). Ältere positive Angaben von Valentin [4]), Oehl [5]) und Schiff [6]) kommen hier nicht in Betracht, denn Schiff gibt nur sehr mangelhafte Angaben darüber, wie es ihm gelungen sein sollte, die zahlreichen Fehlerquellen zu vermeiden, unter denen seine Nachfolger gelitten haben. Rolleston [7]), Boeck [8]), Stewart [9]) am markhaltigen Nerven, ich [10]) am marklosen vermochten einen solchen Nachweis nicht mit Sicherheit zu führen. Ich habe das Ergebnis so formuliert, daß ich gesagt habe, die durch den physiologischen Vorgang frei werdende Wärme bei der Reizung des Nerven ist sicher kleiner als die Joulesche Wärme des Reizstromes.

Hervorgehoben muß werden, daß weder der mangelnde Nachweis von Kohlensäure, noch der mangelnde Nachweis einer Wärmeproduktion gegen das tatsächliche Stattfinden eines solchen Vorganges etwas Entscheidendes auszusagen vermögen. Bei gewissen Voraussetzungen über Anhomogenität des Nerven können beide Prozesse in für das elektrische und sonstige Verhalten

---

[1]) Vgl. A. Uchtomsky u. A. Dernoff, (unter Wedensky), Travaux de la Soc. Imp. des Naturalistes de St. Pétersbourg **38** (1907). — [2]) Zentralbl. f. Physiol. **18**, 553, 1904; Skand. Arch. f. Physiol. **17**, 74, 1905. — [3]) Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848, S. 158; Heidenhain, Studien d. physiol. Inst. zu Breslau **4**, 250. — [4]) Archiv f. pathol. Anat. **28**, 1, 1863; Moleschotts Untersuchungen **9**, 225, 1865. — [5]) Gaz. méd. de Paris 1866, p. 225. — [6]) Arch. de physiol. **2**, 157, 330, 1869; Arch. f. d. ges. Physiol. 1871, S. 231. — [7]) Journ. of Physiol. **11**, 208, 1890. — [8]) Contributions à l'étude de la physiol. du nerf. Dissert., Brüssel 1893. — [9]) Journ. of Physiol. **12**, 409, 1891. — [10]) Münchner med. Wochenschr. 1895, Nr. 33.

des Nerven geradezu als spezifisch anzusehenden Teilen von relativ großer Mächtigkeit und größter Bedeutung sein.

Bezüglich der Wärmeproduktion hat Garten[1]) die Möglichkeit erörtert, daß zwei Prozesse gleichzeitig im Nerven ablaufen, von denen der eine Wärme entwickelt, der andere absorbiert, und daß auf solche Weise eine durch Stoffwechsel bedingte Wärmeproduktion durch den zweiten anderen Prozeß völlig verdeckt sein könnte.

3. Säurebildung im Nerven.

Negativ sind bisher desgleichen alle Versuche gewesen, eine Säuerung des Nerven bei der Tätigkeit oder auch nur beim Absterben mit Sicherheit zu erweisen. Für diese Säuerung sind Funke[2]), Heynsius[3]), Ranke[4]) und Gscheidlen[5]) eingetreten, während Liebreich[6]) und Heidenhain[7]) sie bestritten.

Macdonald[8]) hat Froschischiadici längere Zeit gereizt und sie mit Neutralrot gefärbt. Den nach ihm alkalischen Achsenzylinder der Kaltfrösche vermochte er nicht in einen sauren überzuführen.

Beim marklosen *Nervus olfactorius* des Hechtes kamen Kühne und Steiner[9]) zu dem Resultat, daß die eigentliche Nervenfaser selbst lebend schwach sauer reagiere und daher der deutlich blaue Fleck, den der möglichst von alkalischer Lymphe gesäuberte Nerv auf violettem Lackmuspapier gibt, weniger deutlich wird, wenn man den Nerven zerreibt. Ausdrücklich heben sie hervor, daß die Reaktion weder durch Reizung noch durch zwei- bis dreitägiges Aufheben im feuchten Raume sauer werde.

Brodie und Halliburton[10]) sahen nach längerer Reizung des Milznerven des Hundes keine saure Reaktion auftreten.

Beim *Nervus olfactorius* konstatieren Kühne und Steiner eine sichtbare Absterbeerscheinung, nämlich eine Trübung, „der glashelle, oder wie man sagt, graue Nerv wird weiß". Beim markhaltigen Froschischiadicus hat man sichtbare mortale Veränderungen nicht mit Sicherheit nachweisen können[11]).

D. Sonstige Versuche, Veränderungen im Nerven bei der Tätigkeit zu erkennen.

Harless[12]) hat ohne Erfolg untersucht, ob der erregte Nerv eine Änderung seiner Längenausdehnung zeige; zu einem scheinbaren positiven Ergebnis ist Bose[13]) gekommen; er zeigte, daß allerdings nur bei direkter Durchströmung einer längeren Nervenstrecke und bei starken Reizen der Nerv Kontraktionen zeigen

[1]) Beitr. z. Physiol. d. marklosen Nerven, S. 53. Jena 1903, — [2]) Ber. d. Sächs. Akad. 1859, S. 161; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 835; Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1869, S. 721. — [3]) Nederlandsche Tiydschrift voor geneeskunde 1860. — [4]) Die Lebensbedingungen der Nerven, S. 1, Leipzig 1868; vgl. auch Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1868, S. 769 u. 1869, S. 97. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. 8, 171, 1874. — [6]) Tagebl. d. Naturforschervers. zu Frankfurt 1867, S. 73. — [7]) Studien d. physiol. Inst. zu Breslau 4, 248, Leipzig 1868; vgl. auch Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1868, S. 833. — [8]) Journ. of Physiol. Proc. of the physiol. Soc. 32, 37, 1905. — [9]) Untersuchungen d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg 3 (Heft 1 u. 2), 149. — [10]) Journ. of Physiol. 28, 197, 1902. — [11]) Vgl. Hermanns Handbuch d. Physiol. 2 (1), 122. — [12]) Abhandl. d. Bayer. Akad. 8, 549, 1858; Fontana sah schon, daß die nach ihm benannte Bänderung sich nicht änderte, Abhandl. über das Viperngift, S. 354, Berlin 1787. — [13]) Comparative Electro-Physiology, New York, Bombay u. Calcutta 1907, Chap. 35, p. 530.

könne, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Muskelkontraktionen darbieten. Nach Waller[1]) handelt es sich dabei infolge der freiwerdenden Jouleschen Wärme um Hitzekontraktionen (vgl. den folgenden Abschnitt). Immerhin erscheint es bemerkenswert, daß Anwendung von Ammoniak und anderen Agenzien diese Kontraktionen, die mit der Tätigkeit des Nerven und mit dem Leben desselben im Prinzip nichts zu tun haben, zum Verschwinden bringt bzw. schwächt. Auf Erwärmung durch Joulesche Wärme beruhen dann ferner gewisse Bewegungserscheinungen, die man bei mikroskopischer Betrachtung wahrnimmt. Engelmann[2]) sah die dunkeln geraden Ränder der Faser unregelmäßig wellig werden. „Die Markscheide stülpt sich an mehr oder minder zahlreichen Stellen nach innen zu ein, zeigt kleine, langsam wachsende Verdickungen, Ansätze zur Falten- und Schleifenbildung. Zuweilen sinkt das Lumen der Faser (der Achsenzylinder) deutlich und fast ruckweis ein wenig zusammen, wobei die Markschicht faltig und — so scheint es wenigstens mitunter — dicker wird.“ Ob mit dieser Beobachtung von Engelmann die nur als vorläufige Mitteilung erschienene Notiz von Kronthal[3]) in Beziehungen steht, daß bei einem Nerven, der unter Einfluß des unterbrochenen Stromes fixiert wurde, die Fibrillen des Achsenzylinders nicht wie gewöhnlich als gerade Fäserchen, sondern in regelmäßigen kleinen Wellen geformt erscheinen, muß ich dahingestellt sein lassen.

Negativ war der Versuch von Gross[4]), mit Hilfe des Exnerschen Mikrorefraktometers eine Änderung des Brechungsindex der Nervenfaser bei elektrischer Reizung festzustellen. Darüber, ob es Bethe gelungen ist, die Erregungen färberisch darzustellen, wie Cohnheim[5]) will, vgl. Kap. XIII, J. Über elektrische Widerstandsänderung bei der Erregung vgl. Kap. XIII, E.

III. Chemie der Nerven.

Für die chemische Zusammensetzung der peripheren Nerven verfügen wir nur über wenige zuverlässige Analysen. Die meisten Kenntnisse verdanken wir Untersuchungen über Zentralorgane, speziell natürlich der weißen Substanz derselben. Nun sind aber keineswegs weiße Substanz und periphere Nerven identisch. So hat Halliburton[6]) Wasser und Trockensubstanz und den prozentigen Eiweißgehalt der letzteren beim Menschen, Affen, Hunde und bei der Katze untersucht und gibt (l. c.) folgende Tabelle:

	Wasser	Trockensubstanz	Eiweißstoffe der Trockensubstanz Proz.
Graue Substanz	83,5	16,5	51
Weiße Substanz	70,0	30,0	33
Cerebellum	80,0	20,0	42
Gesamtrückenmark	71,6	28,4	31
Halsmark	72,5	27,5	31
Brustrückenmark	69,7	30,3	28
Lendenmark	72,6	27,4	33
N. ischiadicus	61,3	38,7	29

[1]) Journ. of Physiol. Proc. of the physiol. Soc. 37, 18, 1908. — [2]) Pflügers Arch. 5, 31, 1872. — [3]) Zentralbl. f. Physiol. 7, 5, 1893. — [4]) Pflügers Arch. 46, 56, 1890. — [5]) Zentralbl. f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, XXVII. Jahrg., S. 117 (120). — [6]) Asher-Spiro, Ergebn. d. Physiol., IV. Jahrg., S. 29; vgl. Derselbe, The Croonian Lectures on the Chemical Side of nervous Activity, London 1901. Neuere Angaben über den Wassergehalt verschiedener Nerven siehe bei Alcock u. Lynch, namentlich über den Unterschied bei markhaltigen und marklosen Nerven Journ. of Physiol. 36, 98, 1907 bis 1908 (w. d. K.).

Ob die Zahlen wenigstens für die weiße Substanz und für die Nerven untereinander ähnlicher werden, wenn man auf fettfreie bzw. ätherextraktfreie, frische Substanz rechnen würde, läßt sich aus dem vorliegenden Material leider nicht entnehmen. Immerhin gewähren die hauptsächlichen ausgeführten Untersuchungen wenigstens einen gewissen Anhalt für die Beurteilung der Zusammensetzung auch der peripheren Nerven.

Bezüglich der letzteren liegt eine Analyse von Josephine Chevalier[1]) vor. Dieselbe gibt für die Zusammensetzung des *Nervus ischiadicus* des Menschen die folgende Tabelle:

	Frische Nervensubstanz Proz.	Getrocknete Nervensubstanz nach Abzug des Glutins Proz.	Getrocknete Nervenfaser nach Abzug des Glutins und der Fettsäuren (als Oleïn berechnet) Proz.
Glutin	12,19	—	—
Eiweißstoffe	3,63	16,89	36,80
Neurilemm und andere in verdünnter NaOH lösliche Substanzen	0,39	1,90	4,04
Neurokeratin	0,30	1,40	3,07
Cerebrin	17,17 (Cerebrin, Lecithin, Cholestearin, Fettsäuren zusammen)	5,18	11,30
Lecithin		14,80	32,57
Cholestearin		5,61	12,22
Fettsäuren		54,18	—
Wasser und Verlust	66,28	—	—
Summa	99,96	99,96	100,00

Halliburton gibt als organische Bestandteile die folgenden an: Proteïne, ein Nucleïn, Neurokeratin (aus dem Stützgewebe), phosphorhaltige Fette (Lecithin, Kephalin usw.), Cerebrin oder Cerebroside, Cholestearin, Gelatine (Collaga) und Mucin, herrührend von anhängendem Bindegewebe, und Extraktivstoffe[2]).

Der große Gehalt an Lecithin, Cerebrin, Cholestearin usw. hat möglicherweise mit dem Prinzip der isolierten Leitung in den markhaltigen Nervenfasern etwas zu tun. Vielleicht helfen diese Substanzen auch, die semipermeablen Membranen — oder in der Sprache früherer Anschauungen — die elektromotorisch wirksamen Grenzflächen bzw. Grenzschichten formieren.

Unter diesen Umständen sind Versuche, den Gehalt an einzelnen Stoffen oder Stoffgruppen, die zur Klasse dieser Gehirn- bzw. Nervenlipoide gehören, zu bestimmen, besonders zu begrüßen, wenn auch die Zuverlässigkeit der

[1]) Zeitschr. f. physiol. Chem. 10, 97, 1886. — [2]) Aus der seit der zitierten Abhandlung Halliburtons erschienenen Literatur hebe ich bezüglich dieser Stoffe hervor: E. Posner u. J. W. Gies, Journ. biol. Chem. 1, 59, 1905; H. Thierfelder, Zeitschr. f. physiol. Chem. 46, 518, 1905; Rosenheim u. Tebb, Journ. physiol. London 36, 1, 1907. Über eigentümliche Schwefelverbindungen berichtet W. Koch, Zeitschr. f. physiol. Chem. 53, 496, 1907; vgl. Halliburton, Biochemistry of Nervous tissues, folia neuro-biol. 1, 38, 1908 (w. d. K.).

Methoden noch sehr viel zu wünschen übrig läßt. In der oben mitgeteilten Tabelle von Chevalier liegt ja bereits ein erster Versuch vor. A. Noll[1]) hat es unternommen, Liebreichs Protagon quantitativ im Gehirn und Nerven zu bestimmen. Für den *Nervus ischiadicus* des Menschen gibt er 7,47 Proz. an. Noll hält dieses Protagon für einen einheitlichen Körper. Aus der neueren Literatur geht hervor, daß es sich um ein Gemenge handeln dürfte[2]).

Mehr Vertrauen scheint der Versuch von Fr. Falk[3]) zu verdienen, aus dem gesamten Benzolextrakt die Hauptgruppen quantitativ zu trennen. Er erhielt an Extrakt: beim marklosen *Nervus splenicus* des Rindes 11,51 Proz. der Trockensubstanz, beim markhaltigen *Nervus ischiadicus* des Menschen 46,59 Proz. Er gibt die folgende Tabelle für die Zusammensetzung dieses Ätherextraktes:

Substanzen	Marklose Fasern Gesamtextraktmenge = 11,51 Proz.			Markhaltige Fasern Gesamtextraktmenge = 46,59 Proz.		
	in Prozenten des Gesamtextrakts			in Prozenten des Gesamtextrakts		
	direkt gewonnen	aus Blei- bzw. Chlorcadmiumverbindung berechnet	Summe Proz.	direkt gewonnen	aus Blei- bzw. Chlorcadmiumverbindung berechnet	Summe Proz.
Cholesterin . .	47,0	—	47,0	25,0	—	25,0
Kephaline . .	7,5	16,2	23,7	12,4	—	12,4
Cerebroside . .	6,0	—	6,0	18,2	—	18,2
Lecithine . . .	—	9,8	9,8	—	2,9	2,9
Summe	—	—	86,5	—	—	58,5

Das Nähere sehe man in der Abhandlung selbst! Von den Lipoiden des *Nervus ischiadicus* sagt Falk[4]), daß die Anwesenheit von Cholestearin, von Cerebron, von Kephalin, von Lecithin, sowie von einer Reihe nicht näher definierbarer Cerebroside und Phosphatide zum Teil als sichergestellt, zum Teil als höchst wahrscheinlich angenommen werden muß. Hervorzuheben ist, daß qualitativ kein Unterschied in der Zusammensetzung des Benzolextrakts der marklosen und der markhaltigen Fasern besteht. In den marklosen Fasern überwiegen die Phosphatide, in den markhaltigen die Cerebroside. Nicht das Lecithin, sondern Thudichums[5]) Kephalin bilden das Hauptphosphatid.

Unter den Extraktivstoffen befinden sich kleine Mengen solcher, die wir auch sonst im Tierkörper nachzuweisen vermögen, doch sind dieselben mit Sicherheit nur im Zentralnervensystem, nicht in den peripheren Nerven nachgewiesen. Gefunden wurden Kreatin, Kreatinin, Xantinkörper, Harnsäure,

[1]) A. Noll, Zeitschr. f. physiol. Chem. 27, Heft 4/5, S. 370, 1899; vgl. Zentralblatt f. Physiol. 13, 381, 1899. — [2]) Vgl. Literatur bei Halliburton, l. c. 1908; man sehe auch R. A. Wilson u. W. Cramer, Quarterly Journ. of exper. Physiol. 1, 97, 1908 (w. d. K.). — [3]) Fr. Falk, Biochem. Zeitschr. 13, 153, spez. 170, 1908. — [4]) l. c., p. 165. — [5]) Thudichum, Chem. Konstitution des Gehirns des Menschen und der Tiere. Tübingen 1901.

Harnstoff, Inosit und Milchsäure. Die letztere ist mit Rücksicht auf die Theorie des Ruhestromes vielleicht einer der besonders wichtigen Bestandteile der Nerven.

Eine sichere Beziehung zwischen funktionellen Zuständen des Nerven und seiner chemischen Zusammensetzung wurde nach zwei Richtungen namentlich durch Halliburton und seine Mitarbeiter festzustellen versucht. Einmal bemühten sich dieselben, Spaltungsprodukte des Lecithins im Nervengewebe, in der Cerebrospinalflüssigkeit und im Blute nachzuweisen. Es handelt sich vornehmlich um das Cholin, die im Lecithin vorhandene Base, und sodann handelt es sich um die Beziehungen der Eiweißstoffe des Nerven zum Erlöschen seiner physiologischen Funktionen und gewisser physikalischer Erscheinungen bei der Erwärmung.

Was die ersten Untersuchungen vorkommenden Cholins betrifft, so wollen Halliburton und seine Mitarbeiter dasselbe vermehrt bzw. überhaupt erst in nachweisbaren Mengen gefunden haben, sowohl im Blute, in Krankheitsfällen beim Menschen, wie bei *Dementia paralytica*, als auch namentlich in degenerierten Nerven. Leider sind die Mengen, um die es sich handelt, so klein, daß der chemische Nachweis (Darstellung durch die Cholin-Platinchloridverbindung) kaum genügende Garantieen für die sichere Abschätzung der quantitativen Schwankungen bietet und zum Tierexperiment gegriffen werden mußte. — Cholin bewirkt nämlich unmittelbar nach seiner Injektion eine Herabsetzung des Blutdruckes, die ausbleibt bzw. einer kleinen Erhöhung Platz macht, wenn man die Tiere mit Atropin vergiftet. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn die Halliburtonschen Behauptungen über die Vermehrung des Cholins im Nerven und Blut in den erwähnten Zuständen scharfe Kritiken hervorgerufen haben [1]). — Nach meiner Auffassung lassen die Resultate der englischen Forscher aber höchstens den Schluß zu, daß, wenn infolge irgendwelcher degenerativer Prozesse Lecithin im Nervengewebe verschwindet, man Cholin in dem betreffenden Organismus nachzuweisen vermag. Ein Rückschluß von hier aus auf normale Beteiligung der Lecithine usw. bei der Stoffwechseltätigkeit des Nerven erscheint mir sehr bedenklich, wenn es auch nicht möglich ist, das Gegenteil zu erweisen.

Speziell die Überlegungen Wallers [2]), obschon sie sich für die Wissenschaft sehr fruchtbar erwiesen haben, indem sie z. B. den Anstoß gaben zu einem erneuten Studium des Verhaltens markloser Nerven, dürften doch vorläufig kaum als hinreichend gestützt gelten können. Waller dachte sich nämlich, die vermeintliche Unermüdbarkeit des Nerven beruhe auf raschem Ersatz des im Achsenzylinder zerstörten Materials seitens der markhaltigen Hülle, wobei Waller der Kohlensäure eine schwer verständliche Rolle als Baustein der Marksubstanzen zuschrieb.

---

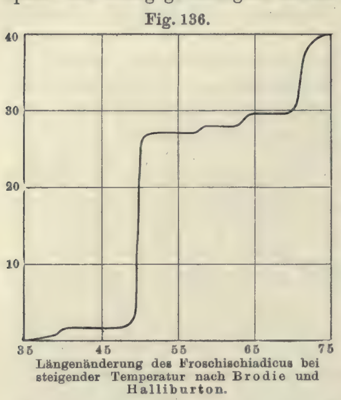
[1]) Literatur bei Halliburton, l. c. Vgl. Ergebn. d. Physiol., l. c.; ferner Derselbe, Folia Neuro-Biol. **1**, 43, 1908 (w. d. K.). Der chemische Nachweis des Cholins erscheint nach diesen Ausführungen einwandsfrei. Man sehe auch: Kajiura, Quarterly Journ. of exper. Physiol. **1**, 291 f., 1908 (w. d. K.). Doch kommt außer dem Cholin noch mindestens eine andere unbekannte Basis vor. K. Bauer will neuerdings (w. d. K.) die Menge des Trimethylamins bei degenerativen Nervenkrankheiten im Harn vermehrt gefunden haben (Hofmeisters Beiträge **11**, 502). — [2]) Waller, Brain **23** (8. Febr. 1900).

Einwandfrei erscheint der Nachweis Halliburtons, daß das Lecithin im degenerierenden Nerven rasch verschwindet und die degenerierten Nervenstrecken dementsprechend einen geringen Phosphorgehalt, schließlich Null, gegenüber dem normalen (1 Proz.) erkennen lassen.

Sehr interessant und in ihren Resultaten gesicherter sind die Versuche, welche derselbe Autor im Verein mit Brodie[1]) über die Beziehung der Gerinnbarkeit der Nerveneiweißstoffe bei den verschiedenen Temperaturen angestellt hat.

Schon in der Mitte des vorigen Jahrhunderts hatte Harless[2]) in einer später nur wenig gewürdigten Arbeit die ersten grundlegenden Versuche auf diesem Gebiete unternommen. Er zeigte, daß die Temperaturen, bei denen der Froschnerv seine Erregbarkeit verliert, zusammenfallen mit einer auffallenden physikalischen Veränderung des mäßig gespannten Nerven — er verkürzt sich! — Harless verfolgte diese Verkürzung mit messenden Vorrichtungen bis zu den höchsten Temperaturen hinauf und fand verschiedene solcher merkwürdiger Temperaturpunkte. — Halliburton und Brodie haben im wesentlichen diese alten Versuche nur bestätigen können, wobei sie sich aber feinerer Hilfsmittel für die Untersuchungen der Längenverkürzung bedienten. Nach ihnen zeigte der Froschischiadicus bei allmählicher Erwärmung das durch die obige Kurve wiedergegebene Verhalten (Fig. 136).

Fig. 136.



Längenänderung des Froschischiadicus bei steigender Temperatur nach Brodie und Halliburton.

Die Verkürzung zwischen 63 und 65° beruht nach den Autoren auf dem Vorhandensein des Bindegewebes. Die übrigen Verkürzungen bei 70 bis 75, 56 bis 60, 46 bis 51 und 36 bis 42° beruhen auf der Gerinnung vier verschiedener Eiweißkörper, von denen einer, der bei 40° gerinnende, dem Froschnerven eigentümlich ist, während die anderen, als Neuroglobulin α und Neuroglobulin β unterschieden, auch beim Säugetiernerven nachweisbar sind. Physiologisch wichtig ist dabei der Gerinnungspunkt des am frühesten gerinnenden Eiweißkörpers, wobei zu beachten ist, daß der Gerinnung ein Stadium der Opaleszenz vorausgeht, dem der Umstand entspricht, daß bei längerem Erwärmen ein Nerv schon eher abstirbt als bei raschem.

Die folgende Tabelle Halliburtons, der dabei die Resultate Alcocks[3]) über die Auslöschung der elektrischen Erregbarkeit des Nerven in höherer Temperatur verwendete, ist in dieser Richtung sehr instruktiv.

Herrik fand beim Froschischiadicus die Temperaturgrenze bei 47° (Herrik, Amer. Journ. Physiol. 4, 301, 1901). v. Miram (unter Leitung von v. Kries) fand die tödliche Temperaturgrenze für den Froschischiadicus ebenfalls erheblich höher

[1]) Brodie u. Halliburton, Journ. of Physiol. 31, 473 f., 1904, u. Journ. of Physiol., Proceed. 30, VIII, 1904. — [2]) Harless, Zeitschr. f. rat. Med., Ser. III, 8, 122 bis 184, 1860. — [3]) Proc. Roy. Soc. 71, 264, 1903.

und ist der Meinung, daß sie „eher mit der Gerinnungstemperatur des zweiten, bei der nächst höheren Temperatur gerinnenden Eiweißkörpers zusammenfällt" (v. Miram, Engelmanns Arch. 1906, S. 542).

	Auslöschung der elektrischen Erregbarkeit im Nerven (Alcock) C°	Gerinnungspunkt des 1. Eiweißkörpers oder 1. Stufe der Wärmeverkürzung	
		Opaleszenz oder Beginn der Kontraktion C°	Flockenbildung oder Kontraktion ist deutlich C°
Frosch	40	35	39—40
Säugetier	48—49	43—44	47—49
Vogel	53	47—48	53

Recht wenig wissen wir über die Zusammensetzung der Nervenasche oder selbst der Gehirnasche — eine Lücke, die um so empfindlicher ist, als den anorganischen Ionen von einer Reihe von Forschern eine prädominierende Rolle bei der Entstehung der elektromotorischen Erscheinungen des Nerven zugeschrieben wird. A. B. Macallum[1]) hat bemerkenswerte, von Macdonald[2]) widersprochene Angaben bezüglich der Verteilung der Kaliumsalze und Chloride über die einzelnen Bestandteile der Nervenfasern gemacht. Wir wissen aber z. B. durchaus nicht, ob in der Asche des Nerven Kalisalze überhaupt prädominieren[3]).

IV. Die nicht-elektrische Nervenreizung und die Beeinflussung des Nerven durch verschiedene Umstände, mit Ausschluß der elektrischen.

A. Mechanische Reizung sowie Beeinflussung der Nerven durch mechanische Umstände.

Schon oben erwähnten wir leichtes Klopfen auf den Nerven als eine Methode, denselben zu reizen; sicher tritt eine solche Reizung ein bei plötzlicher Durchschneidung, bei Quetschung oder Umschnürung des Nerven. Zwar behauptet Fontana[4]), daß man bei rascher Durchschneidung mit der Hand mittels eines scharfen Messers unter Umständen eine Zuckung des Muskels nicht eintreten sehe, doch ist meines Wissens diese Angabe von anderer Seite nicht bestätigt worden und möchte ich die Tatsache gerade für den Fall sehr rascher Durchschneidung entschieden bezweifeln. Wir haben nämlich allen Grund, anzunehmen, daß der dabei in sehr kurzer Zeit ent-

[1]) Journ. of Physiol. 32, 95, 1905; Proc. Roy. Soc. London 77 A, 165. — [2]) Journ. of Physiol. 32, Proc. physiol. p. 7, 37, 61; Journ. physiol. London 35, Proc. Phys. Soc. 1907, p. XXXVIII; Zentralbl. f. Physiol., Physiologenkongreß Heidelberg 21, 493, 1907. — [3]) Alcock u. Lynch [Journ. of Physiol. 36, 101, 1907/1908 (w. d. K.)] fanden im marklosen und markhaltigen Nerven nahezu denselben Chlorgehalt, etwa 0,23 Proz., und widersprachen energisch den Schlußfolgerungen von Macallum u. Menten, l. c. — [4]) Abhandlung über das Viperngift, Übersetzung, S. 362. Berlin 1787. Zitiert nach Hermann.

stehende Demarkationsstrom den Nerven wirksam reizt, wie denn überhaupt jede Art der mechanischen Reizung im Grunde genommen vielleicht nur eine elektrische ist, indem sie stets zur Entwickelung von zum Teil reparablen Ruheströmen Veranlassung gibt. Die mit der Hand ausgeführte mechanische Reizung eignet sich nur in sehr bescheidenem Umfange zur Erreichung eines Tetanus des Nervmuskelpräparates. du Bois-Reymond[1]) war der erste, der ein Instrument zu dieser Reizungsart konstruierte. Er benutzte ein Zahnrädchen, das in der Längsrichtung über den Nerven geführt wurde und den Zweck hatte, immer neue Stellen des Nerven zu zerquetschen und dadurch den Muskel in Tetanus zu versetzen. Zweckmäßiger war der Versuch von Heidenhain[2]), den Wagnerschen Hammer zur Reizung zu verwenden. Auf diese Weise war es möglich, bequem von einer Nervenstelle aus einen kräftigen Tetanus zu erhalten, wenn auch der Nerv dadurch in kurzer Zeit zerklopft wurde. Ein zweiter Tetanomotor Heidenhains[3]) diente dazu, tief liegende Nerven bei Vivisektionen reizen zu können. Dem Heidenhainschen ähnlich war Wundts[4]) Tetanisator. Ihm folgte Tigerstedt[5]) mit drei Apparaten für mechanische Reizung. Bei dem ersten handelte es sich um den Anker eines Elektromagneten, der aus variabler Höhe auf den Nerven fiel und lediglich für Einzelreizung bestimmt war. Beim zweiten fiel ein Hebel herunter, der ebenfalls elektromagnetisch gehalten war und dessen Schwere geändert werden konnte. Der dritte Apparat war ähnlich dem Wundtschen. Weitere Apparate wurden konstruiert von Hällstén[6]), Kronecker[7]) und Piotrowski[8]). Eine eigene Art, den Nerven mechanisch zu reizen, rührt von Langendorff[9]) her. Langendorff befestigte mit Hilfe einer Schnur den Nerven an einer schwingenden Stimmgabel und spannte jetzt mit der Hand den Nerven an. Langendorff faßte diese Reizung als rhythmische Dehnung auf.

Alle diese betrachteten Methoden wurden von v. Uexküll[10]) einer eingehenden Kritik unterzogen und die mechanischen Reizmethoden durch zahlreiche neue Arten vermehrt. 14 Modifikationen wurden von ihm eingehend auseinandergesetzt und mehrere Apparate beschrieben, von denen er als besten den Neurokinet[11]) empfiehlt. Bei demselben wird ein Elfenbeinhebelchen plötzlich durch Stoßen erschüttert. Die Erschütterung wird herbeigeführt dadurch, daß das durch eine Feder in Bewegung versetzte Stäbchen plötzlich durch ein Widerlager gehemmt wird. Auf die Spitze des Elfenbeinstäbchens wird ein kurzes Stück des Nerven der Länge nach aufgelegt, man läßt ihn dann ein paar Minuten liegen, bis er leicht angetrocknet ist und durch die Erschütterung nicht mehr abfliegt. Wie v. Uexküll gezeigt

---

[1]) du Bois-Reymonds Untersuchungen 2, 517. — [2]) Heidenhain, Neue Methode: Motorische Nerven auf mechanischem Wege zu tetanisieren, physiologische Studien. Berlin 1856. — [3]) Moleschotts Untersuchungen 3, 124, 1857. — [4]) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven 1, 196. Erlangen 1871. — [5]) Tigerstedt, Studien über mechanische Nervenreizung, Helsingfors 1880; Ein Apparat zur mechanischen Nervenreizung, Zeitschr. f. Instrumentenkunde, März 1884; Zur mechanischen Nervenreizung, Beitr. z. Physiol.; Carl Ludwig, Zu seinem 70. Geburtstag, Leipzig 1887. — [6]) du Bois-Reymonds Arch. 1881, S. 90. — [7]) Kronecker, Methoden der Physiologie, Festgabe zum ersten Physiologenkongreß. — [8]) du Bois-Reymonds Arch. 1893, S. 273; vgl. Urano, Zeitschr. f. Biol. 50, 471, 1908. — [9]) Arch. f. d. ges. Med. 1882. — [10]) Zeitschr. f. Biol. 31, 148, 1895. — [11]) Ebenda 38, 291, 1899.

hat, findet die Reizung innerhalb $^1/_{500}$ Sekunde nach Beginn der Stoßwirkung statt.

Längere Zeit nimmt dagegen die Reizwirkung in Anspruch, wenn der Nerv nach einer Kompression plötzlich entlastet wird, was ebenfalls eine Art mechanischer Nervenreizung darstellt [1]).

v. Uexküll war der Meinung, daß gleichmäßige Schwingungen als solche den Nerven nicht erregen, da es ihm gelang, ohne solche Erregung den Nerven über ein schwingendes Signal zu brücken. Dagegen geschah dies wohl, wenn die Schwingungen plötzlich einsetzten. Er kam daher zu dem Schlusse: „Alle diejenigen Schwingungen wirken auf den Nerven erregend, die so schnell (?) sind, daß ihnen die Masse des Nerven infolge ihrer Trägheit in größerer Ausdehnung nicht zu folgen vermag. Ist diese Trägheit einmal überwunden und eine größere Strecke des Nerven in Schwingungen geraten, so wirken die nun weiter zugeführten Schwingungen gleicher Ordnung nicht mehr als Reize. — Suchen wir jetzt nach einem anschaulichen Ausdruck für diese Regel, so gibt ein Gelatinestreifen am besten wieder, was wir suchen. Dieser erfährt leicht durch einmalige Schwingungen Sprünge oder Risse, die wieder verschwinden. Andauernde gleichartige Schwingungen haben dagegen keine Kontinuitätstrennungen zur Folge."

Trotzdem glaubt v. Uexküll, daß es sich bei der mechanischen Reizung doch um etwas anderes handelt, als bei der elektrischen, wenn man auch die Möglichkeit auftretender Kontinuitätsverletzungen nicht aus dem Auge verlieren darf.

Stetige langsame Kompressionen an einer Nervenstelle brauchen den Nerven nicht zu erregen und erregen ihn gewöhnlich auch nicht; dagegen hat die Kompression einige sonst sehr beachtenswerte Folgen. Zunächst wirkt sie ähnlich wie eine lokale Narkose des Nerven (vgl. Kap. XII), indem die Leitung der Erregung gestört, schließlich aufgehoben wird. Beschränkt man die Kompression auf eine möglichst kleine Stelle, wie es von Ducceschi [2]) und Bethe [3]) geschehen ist, so wird der Nerv an dieser Stelle sehr stark verdünnt. Das Mark und auch der Inhalt des Achsenzylinders wird von der Kompressionsstelle zur Seite gedrängt, ja es kann nach Bethe der Querschnitt des Achsenzylinders hierbei im Verhältnis von 218 : 1 verkleinert werden. Der markhaltige Froschnerv wird hierbei durchsichtig. Nach Bethe betrifft die Abnahme die Perifibrillärsubstanz; dieselbe kann nahezu verschwinden und Bethe benutzt diese zur Schlußfolgerung, daß die Nervenfibrillen das allein leitende Element sind (vgl. S. 795 u. Kap. XI, D). Bei etwas weitergehender Kompression färben sich nach Bethe die Fibrillen blasser, wahrscheinlich weil nach ihm die lockere Bindung der Fibrillensäure an die Fibrillen durch den Vorgang gesprengt wird (?). Die Belastung, die erforderlich ist, um einen Nerven leitungsunfähig zu machen, hängt sehr von der Methode ab. Sie ist selbstverständlich größer, wenn der Nerv breit gedrückt wird. So brauchte Zederbaum [4]) bis zu 100 g, um die Undurchgängigkeit zu erreichen, während das nötige Gewicht bei Ducceschi und Bethe bei engbegrenzter Kompressionsstelle nur 50 g betrug.

Bei der Kompression soll sich ein Unterschied zwischen motorischen und sensiblen Nerven ergeben, wobei die einen Autoren früher die motorischen,

---

[1]) Apparate dazu sehe man bei v. Uexküll, Zeitschr. f. Biol. **31**, 156, 1895. — [2]) Pflügers Arch. **83**, 38, 1901. — [3]) Bethe, Allgem. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, S. 257 f. Leipzig 1903. — [4]) du Bois-Reymonds Arch. 1883, S. 161.

die anderen früher die sensiblen ihre Funktionstätigkeit einstellen sahen. Die widersprechenden Behauptungen sind wichtig für die Frage nach der Einerleiheit oder Verschiedenheit der Vorgänge in anatomisch mit unseren jetzigen Hilfsmitteln nicht sicher zu unterscheidenden Nervenfasern. Während Lüderitz[1]) an Kaninchen zuerst die motorischen, dann die sensiblen Nervenfasern leitungsunwirksam werden sah, kamen Efron[2]), Zederbaum (l. c.), Ducceschi (l. c.) beim Frosch zum umgekehrten Resultat. Falls es nicht gelingt, das Resultat in dem einen oder anderen Sinne durch Beobachtung der elektrischen Ströme mit den modernen Hilfsmitteln zu verifizieren, sind die Beobachtungen für die Konstruktion eines Unterschiedes zwischen afferenten und efferenten Fasern wenig beweiskräftig (vgl. die folgende Seite).

Die Frage, ob mechanische Einwirkungen die Erregbarkeit primär herabsetzen oder sie steigern, ist verschieden beantwortet worden[3]). Grünhagen[4]) bestreitet Erhöhung der Erregbarkeit für die Kompression und G. Weiss[5]) fand, daß die Dehnung die Erregbarkeit lediglich herabsetzt. R. du Bois-Reymond[6]) hat diesem Weissschen Versuch eine besonders elegante Form gegeben. Spannt man nämlich den Nerv eines Nervmuskelpräparates mit einem Gewicht und reizt mit passend gewählten Induktionsströmen bei spielendem Hammer, so erschlafft der Muskel, wenn das Gewicht hängt, um in Tetanus zu geraten, sobald das Gewicht angehoben wird usf.

B. Thermische Reizung.

Wenn schon bei der mechanischen Reizung der Verdacht nicht abgewiesen werden kann, daß es sich eigentlich um die Wirkungen zunächst auftretender elektrischer Differenzen handelt, so gilt dies vielleicht in noch höherem Grade für die sogenannte thermische Reizung des Nerven. Wenn man mit du Bois-Reymond[7]) einen Nerven durch eine gewisse Strecke hindurch mit einem angefeuchteten Satz von Schießpulver verbrennt oder mit einem glühenden Eisen den Nerven entlang fährt, so handelt es sich hier doch kaum um thermische Reizung im eigentlichen Sinne des Wortes. Es handelt sich um mechanische Reize oder auch das successive Anlegen von thermischen Querschnitten, also im Grunde genommen um eine Reihe von elektrischen Einwirkungen, die hier den Effekt bedingen. Auch ist dieses Verbrennen ohne chemische Einwirkung nicht zu denken, und Analoges gilt von den Versuchen von Richardson[8]), der Nerven plötzlich zum Gefrieren brachte. Aber auch bei weniger eingreifendem Verfahren ist das Auftreten elektrischer Gegensätze sowohl beim Erwärmen, wie beim Abkühlen nicht unwahrscheinlich. Sind doch zwei auf verschiedene Temperatur erwärmte Stellen des Nerven ebenso wie solche des Muskels gegeneinander elektromotorisch wirksam, wie namentlich Grützner[9]) im Gegensatz zu Worm-

---

[1]) Zeitschr. f. klin. Med. 2, Heft 1. Berlin 1881. — [2]) Pflügers Arch. 36, 467, 1885. — [3]) Außer den im Text bereits erwähnten Autoren sehe man Harless, Abhandl. d. Bayer. Akad. 8, 581, 1858; Zeitschr. f. rat. Med. (3) 6, 181, 1858; Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven usw. 1, 198, Erlangen 1871. Sonstige Literatur bei Tigerstedt, Studien über mechanische Nervenreizung, S. 40, Helsingfors 1880. — [4]) Zeitschr. f. rat. Med. (3) 26, 190, 1866. — [5]) Compt. rend. hebdomadaires d. l. Soc. d. Biol. 6, Sér. 10, No. 5, p. 105, 1899; Journ. de Physiol. et Pathol. gén. 1903, p. 40. — [6]) Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl., 1900, S. 90. — [7]) Du Bois-Reymonds Untersuchungen 2, 519. — [8]) Med. Times and Gaz. 1, 489, 517, 545, 1867; 2, 57. Zitiert nach Hermann. — [9]) Pflügers Arch. 25, 265 ff., 1881.

Müller[1]) festgestellt hat. Auch ist zu beachten, daß bei der Einwirkung von höherer Temperatur geringfügige sonstige Reize, z. B. Vertrocknungsreize, infolge gesteigerter Erregbarkeit wirksam werden und eine direkte thermische Nervenreizung vortäuschen können. Ferner ist zu beachten, daß beim Froschischiadikus bei Temperaturen in der Nähe von 40° Hitzekontraktionen auftreten (vgl. S. 816), die, wie Harless[2]) betont hat, ihrerseits mechanische Reizungen bewirken (die dann natürlich weiterhin auch wieder als elektrische aufgefaßt werden können). Wie es aber auch mit der näheren Erklärung der thermischen Reizung beschaffen sein möge, die Tatsache, daß Temperaturänderungen den Nerven zu reizen vermögen, wurde zuerst von E. H. Weber[3]) und zwar beim *Nervus ulnaris* des Menschen über jeden Zweifel gestellt. Taucht man den Ellenbogen plötzlich in eiskaltes Wasser, so treten sowohl im Gebiete der vom *Nervus ulnaris* versorgten Muskeln vereinzelt Muskelzuckungen auf, wie namentlich sich im ganzen Verbreitungsgebiete des *Nervus ulnaris* Schmerzgefühl und schließlich Unempfindlichkeit geltend macht. Der analoge Versuch mit Erwärmung des *Nervus ulnaris*, den Grützner[4]) anstellte, ergab kein positives Resultat. Einen erregenden Erfolg haben Valentin[5]) und Pickford[6]) behauptet; der letztere wollte namentlich Temperatur schwankungen erregend gefunden haben. Demgegenüber sahen Eckhard[7]) und Harless[8]) nur bei sehr hohen oder sehr niederen schädigenden Temperaturen Erregung auftreten. Technisch vollendeter waren Versuche von Rosenthal[9]) und Afanasieff[10]). Während Eckhard warmes Wasser zur Reizung des Nerven anwendete, umgaben sie den Nerven plötzlich mit erwärmtem Öl. Sie sahen schon über 35° C Erregung auftreten, stets aber eine Steigerung der elektrischen Erregbarkeit[11]) als ersten Effekt der allmählichen Erwärmung (vgl. S. 854).

Grützner[12]) bediente sich kleiner Kästchen und dünnwandiger Metallröhrchen, die von verschieden temperiertem Wasser durchflossen wurden, um eine Reizung des Nerven zu bewerkstelligen. Er fand, daß namentlich die sensiblen Nerven anscheinend stärker erregbar waren als die motorischen, indem nur vereinzelte Muskelzuckungen über 40° auftraten, während die Tiere intensiven Schmerz äußerten (vgl. S. 826, 856). Versuche, durch Beobachtung der Aktionsströme diesen merkwürdigen Unterschied als einen spezifischen für motorische und sensible Nerven zu erweisen, schlugen fehl. Die zu beobachtende negative Schwankung war zu minimal, und zahlreiche Fehlerquellen zu berücksichtigen. Doch glaubt Grützner (l. c.), daß es sich hier nicht um eine spezifische Verschiedenheit der Nerven handelt.

---

[1]) Untersuch. a. d. physiol. Laborat. Würzburg, Heft 4, S. 183, herausgegeben von R. Gscheidlen. — [2]) Zeitschr. f. rat. Med., 3. Reihe, 8, 126 ff., 1860. — [3]) Wagners Handwörterb. d. Physiol. 3, Abt. 2, 578, 1846; nachgeprüft von M. Rosenthal, Wiener Med., Halle 1864, Nr. 1 bis 4. — [4]) l. c., S. 267. — [5]) Lehrb. d. Physiol. d. Menschen, 2. Aufl., 2 (1), 69. Braunschweig 1847. — [6]) Zeitschr. f. rat. Med. (2) 1, 335, 1851. — [7]) Ebenda (1) 10, 165, 1851. — [8]) Ebenda (3) 8, 122, 1860. — [9]) Allgem. med. Centralztg. 1859, Nr. 96. — [10]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865, S. 691; vgl. Schelske, Über die Veränderungen der Erregbarkeit durch die Wärme, Habil.-Schr. Heidelberg 1860; Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven usw. 1, 208, Erlangen 1871. — [11]) Vgl. Waller, der eine eigentliche thermische Erregbarkeit völlig leugnet. Journ. of Physiol., Proc. Physiol. Soc. 38, 24, 1909 (w. d. K.). — [12]) Pflügers Arch. 17, 215 ff., 1878.

Besonders sorgfältige Untersuchungen stellte auf Veranlassung von Garten M. Hafemann[1]) an. Er fand, daß Temperaturen von 44 bis 48°, je nach der Dauer der Einwirkung, zu einer isolierten Aufhebung der Leitfähigkeit in sensiblen und motorischen Nerven führen. Zuerst erlischt dabei die Erregbarkeit in den sensiblen Nervenfasern, und zwar findet sich ein Stadium, in dem die sensiblen Fasern völlig gelähmt, die motorischen aber in ihrer Leistungsfähigkeit völlig intakt sind. Es gelang jedoch nicht, dieses am herausgeschnittenen Präparat gefundene Ergebnis auch für das intakte Tier zu verifizieren. Die nachträgliche Kontrolle der Hafemannschen Ergebnisse mittels der Aktionsströme der Wurzeln mit den modernen Hilfsmitteln scheint mir unbedingt erforderlich.

Man muß bei allen diesen Versuchen mit künstlicher Erwärmung und Abkühlung beachten, daß es auf diese Weise nicht wohl möglich ist, eine einzelne Strecke des Nerven wirklich plötzlich zu erwärmen oder abzukühlen, so wie man plötzlich einen Strom an einer bestimmten Stelle einbrechen lassen kann. Dagegen erscheint es wohl denkbar, eine solche plötzliche Erwärmung durch solche elektrische Wellen hervorzurufen, die an sich den Nerven nicht erregen, vgl. darüber S. 848. Über die Änderung der Erregbarkeit mit der Temperatur vgl. S. 816, 854; über solche des Leitungsvermögens vgl. S. 888 u. Kap. VII, B.

C. Chemische Reizung (sowie Beeinflussung des Nerven durch die chemische Beschaffenheit der Umgebung).

Wir werden in dem folgenden Abschnitte sehen, daß höchstwahrscheinlich jede elektrische Reizung primär in einer Konzentrationsänderung besteht, die in gewissen Oberflächenschichten (Membranen) stattfindet. Man könnte daraus die Vermutung ableiten, daß, wenn man an eben diese Oberflächen die durch die Vermittelung des elektrischen Stromes sich anhäufenden Produkte chemisch hinbringt, und man z. B. den Nerven in gesättigte Kochsalzlösung legt, dann in analoger Weise der Vorgang der Erregung ausgelöst werden müßte. Abgesehen davon, daß wir noch nicht mit Sicherheit entscheiden können, ob das erregende Moment eine Konzentrationsvermehrung oder eine Verminderung ist, wissen wir auch gar nichts über die Natur der Stoffe, die bei der elektrischen Erregung zunächst konzentriert werden, und es ist viel wahrscheinlicher, daß die beobachteten chemischen Erregungen, ähnlich wie bei den mechanischen, zunächst elektrische Differenzen setzen und die dadurch entstehenden Ströme erst die Reizung bedingen.

D. Reizung durch Änderung des Wassergehaltes.

Es ist eine alte Erfahrung, die sich notwendig schon den allerersten Experimentatoren aufdrängen mußte, daß beim Vertrocknen des Nerven die heftigsten Zuckungen des Muskels auftreten, anfangs klonischen, dann tetanischen Charakters. Schließlich verliert der Nerv Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit und stirbt ab. Findet die Vertrocknung sehr schnell statt, so soll nach Harless[2]) die Muskelkontraktion ausbleiben (?), während Schiff[3])

---

[1]) Hafemann, Pflügers Arch. 122, 484, 1908. — [2]) Abhandl. d. Bayer. Akad. 8, 367, 1858 u. 721, 1860; Zeitschr. f. ration. Med. (3) 7, 219, 1859; vgl. Birkner, Das Wasser der Nerven in physiologischer und pathologischer Beziehung, Augsburg 1858; auch Dissert. Augsburg 1859; Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven, Leipzig 1868, S. 50 ff.; Gubowitz, Zeitschr. f. Biol. 13, 118, 1877. — [3]) Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie, S. 101. Lahr 1858/59.

gerade in der Geschwindigkeit der Vertrocknung das erregende Moment sieht.

Wie zuerst Kölliker[1]) fand, läßt sich der vertrocknete Nerv durch Herstellung des ursprünglichen Wassergehaltes wieder in den normalen Zustand zurückführen[2]).

Ähnlich wie die Vertrocknung wirken wahrscheinlich von gewissen Konzentrationen an mehr oder minder alle Neutralsalze. Kölliker zuerst untersuchte konzentrierte Kochsalzlösung und Lösungen indifferenter organischer Substanzen, z. B. von Harnstoff[3]), Zucker, Glycerin, indem diese dem Nerven vor allen Dingen Wasser entziehen und ähnliche Erscheinungen wie bei der Vertrocknung bedingen. Wie schon Ranke fand, erregt der umgekehrte Vorgang (im extremen Falle Einlegen des Nerven in Wasser) diesen nicht. Die Grenzen für die Erregbarkeit des auf diese Weise vertrockneten oder gequollenen Nerven werden für die Vertrocknung auf 4 bis 40 Proz. Wasserverlust geschätzt, während als Grenzen des Wassergehaltes, bei dem der Nerv noch erregbar bleiben kann, 93,2 Proz. angegeben werden können (Birkner, l. c.). Die älteren Autoren melden übereinstimmend, daß bei der Vertrocknung eine Erhöhung der Erregbarkeit[4]), bei dem Wasserreicherwerden eine Herabsetzung der Erregbarkeit erfolge. Nur Ranke sah auch bei der Quellung die Erregbarkeit vorübergehend erhöht. Dementsprechend betrachtete man als indifferente Flüssigkeiten für den Nerven solche, in denen er weder merklich Wasser verliert noch Wasser anzieht, und die verwendete lösliche Substanz nicht direkt giftig war. So betrachtete Kölliker (l. c.) eine $^1/_2$ bis 1 proz. NaCl-Lösung als unschädlich für den Nerven. O. Nasse[5]) gab 0,6 Proz. für Froschmuskel als beste Lösung an. Erst relativ spät hat sich gezeigt, daß die physiologische Kochsalzlösung keineswegs die beste ist. Die Versuche schlossen sich aufs engste den analogen am Muskel bzw. am ganzen Muskelpräparat an und ich verweise daher auf S. 497 ff. dieses Bandes. Namentlich erkannten Ringer und Locke[6]) die Notwendigkeit eines Zusatzes von Calciumchlorid, wodurch beim Muskel namentlich auch die störende Unruhe desselben beseitigt wird. In einer Ringerschen Lösung von der Zusammensetzung 0,65 Proz. NaCl, 0,02 Proz. KCl und 0,03 Proz. $CaCl_2$ sicc.

[1]) Würzburger Verhandl. 7, 145, 1856; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 9, 417, 1858. — [2]) Vgl. Steinach, Pflügers Arch. 55, 506, 1894; vgl. Boruttau, Ebenda 58, 30, 1894. — [3]) Richter (Über die Einwirkung des Harnstoffs auf die motorischen Nerven des Frosches, Ing.-Dissert., Erlangen 1860) spricht von einem Gegensatz der Wirkung der Harnstofflösung zu der Kochsalzlösung und fand nur die von Kölliker angegebene Konzentration von 30 Proz. reizend. Konzentrierte Harnstofflösung reizt den Nerven nicht. Buchner (Zeitschr. f. Biol. 12, 129, 1876; 10, 373, 1874) erhielt auch bei konzentrierter Harnstofflösung bei erregbareren Präparaten positive Resultate. Desgl. Limbourg (Pflügers Arch. 41, 303, 1887), der für die negativen Ergebnisse Richters die rasche Lähmung des Nerven durch den Harnstoff beschuldigt. Schon nach wenigen Minuten zeigte der Nerv sehr starke Schrumpfungen, Eintrocknung mit Gelbfärbung und fühlte sich gelatinös an. — [4]) Die Erhöhung der Erregbarkeit wurde für den mit konzentrierter Kochsalzlösung gebadeten Nerv von Ssubotin (Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1866, S. 737) festgestellt. Vgl. Mandelstam, Über den Einfluß chemischer Agenzien auf die Erregbarkeit der Nerven, Inaug.-Dissert., Erlangen 1875; Buchner, l. c. und Limbourg, l. c. Auch sah Ssubotin schon eine Neigung der Frösche, auf Einzelreize tetanische Kontraktionen zu zeigen. — [5]) Arch. f. d. ges. Physiol. 2, 114, 1869. — [6]) Pflügers Arch. 54, 501, 1893; vgl. Zentralbl. f. Physiol. 14, 670, 1900.

fand Overton[1]) bei einer Temperatur wenig über 0° die Nervenmuskelpräparate von Herbstfröschen 15 bis 20 Tage gut erregbar.

Mit Hilfe aufs Doppelte konzentrierter oder doppelt verdünnter Ringerscher Lösung der obigen Zusammensetzung prüfte Urano[2]) die älteren Angaben über die Erregbarkeit des Nerven bei Änderung des Wassergehalts noch einmal nach. Schon Durig[3]) hatte gesehen, daß, wenn man die ganzen Frösche in trockene Luft brachte und dadurch die ganzen Tiere wasserarm machte, die jetzt wasserarmen Nerven höhere Reizstärken verlangten als die normalen. Bringt man nun Nerven in doppelte oder halbe Ringersche Lösung, so verlieren sie natürlich in der ersten Wasser, während sie in der zweiten solches aufnehmen. Es ergibt sich so, daß auch beim herausgeschnittenen Nervenmuskelpräparat bei Wasserverarmung Erhöhung der Reizschwelle, also geringere Erregbarkeit sich zeigt, während entsprechend der Angabe Rankes[4]) eine Erhöhung der Erregbarkeit durch die dünnere Lösung stattfindet. Der Unterschied gegen die Wasserentziehung durch gesättigte Salzlösung beruht nach Urano darauf, daß es nicht zu einem neuen Gleichgewichtszustande, sondern zu einer Zerstörung des Gewebes führt.

Die Meinung Harless'[5]), man könnte auch aus Gummi und Zucker indifferente Lösungen herstellen, hat sich als unrichtig erwiesen. In reiner isotonischer Zuckerlösung verliert der Nerv, wie Overton[6]) zuerst feststellte, seine Erregbarkeit. Dieser Verlust der Erregbarkeit kann wie beim Muskel so auch beim Nerven verhindert werden durch Zusatz einer gewissen kleinen Menge Chlornatriums. Der Nerv nimmt die alte Erregbarkeit wieder ganz an, wenn man das Präparat in Ringerlösung zurückbringt. Das vorübergehende Einlegen in Rohrzuckerlösung bewirkt ein Auslaugen der Zwischenflüssigkeit, ähnlich wie beim Muskel gewinnt man dadurch die Möglichkeit, im Nerven ohne dauernde Schädigung desselben gewisse andere Salzlösungen einzuführen. Kaliumchlorid z. B. schädigt den Muskel dauernd, während andere Kaliumsalze, Kaliumtartrat in isotonischer Lösung angewandt, ihn nur vorübergehend lähmen. Würde man aber einen Nerven direkt in Kaliumtartratlösung legen, so würde sich intermediär Kaliumchloridlösung bilden können, und gerade die neutralen Moleküle betrachtet Overton[7]) als schädigend (vgl. diesen Band, S. 500). Den Kaliumionen kommt diese Eigentümlichkeit nach Overton nicht zu. Man kann also nach Überführung des Nerven in Rohrzuckerlösung die spezifische Chlorkaliumschädigung vermeiden. Immer aber dauert es nach Overton sehr lange, bis das Auslaugen des Nerven völlig geschehen ist, indem die vielen Scheiden beim Nerven dem raschen Austausch sehr hinderlich sind. Es ist dies deshalb sehr wichtig, weil der Einfluß geringer Konzentrationen irgend welcher Salzlösungen stark modifiziert werden kann durch die in dem Zwischengewebe vorhandenen normalen Ionen.

Da Overton erst selbst sehr spät zur Beobachtung dieser Vorsichtsmaßregeln gekommen ist, so existieren eben so umfassende und brauchbare Versuche wie beim Muskel über den Einfluß einer Änderung der chemischen Beschaffenheit der Umgebung auf den Nerven noch nicht. Wichtig ist bei solchen Versuchen, daß man bei einer Temperatur wenig über 0° arbeitet. Hierdurch wird das Diffusionsvermögen der Lösung nicht einmal auf die Hälfte verringert, die Dauer des Erhaltenseins der Erregbarkeit der Nerv-Muskelpräparate aber auf das Achtfache gesteigert.

Das Hauptresultat, zu dem Overton[8]) in bezug auf Elektrolytlösungen gelangte, faßte er so zusammen: „daß die Salze der Alkalien und Erdalkalien auf die Erregbarkeit und Erregungsleitung der motorischen Nervenfasern im wesentlichen gleich wirken wie auf die nämlichen Eigenschaften der Skelett-

[1]) Pflügers Arch. 105, 256, 1904. — [2]) Zeitschr. f. Biol. 50, 461, 1908. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. 87, 42, 1901; 97, 457, 1903. — [4]) Die Lebensbedingungen der Nerven, S. 57. Leipzig 1868. — [5]) Abhandl. d. Bayer. Akad. 8, 367, 1858 u. 721, 1860; Zeitschr. f. ration. Med. (3) 7, 219, 1859. — [6]) Pflügers Arch. 105, 176, 1904. — [7]) Ebenda, S. 176. — [8]) l. c., p. 257.

muskeln, und daß auch die minimalen Konzentrationen der einzelnen Salze, die zur Aufhebung der Erregungsleitung in den motorischen Nervenfasern eben ausreichen, wenn überhaupt, nur sehr wenig von denjenigen Konzentrationen abweichen können, die auch die Muskeln in den unerregbaren Zustand versetzen."

Die Calcium- und Strontiumsalze wirken der Aktion der Kaliumsalze in gleicher Weise antagonistisch entgegen wie beim Muskel.

Substanzen, die in Lipoiden leicht löslich sind, z. B. Äthyläther, können leich die den Achsenzylinder schützenden Membranen durchdringen und ihre Wirkung auf den Nerven kann in sehr kurzer Zeit eintreten. Im übrigen vergleiche man über die Wirkung der Narkose Kap. XII.

Von den älteren Versuchen ist erwähnenswert, daß schon Eckhard[1]) und Kühne[2]) die Alkalien, mit Ausnahme des Ammoniaks[3]), in den geringsten Konzentrationen als starke Reizmittel der Nerven kannten, während die Säuren wesentlich konzentrierter sein müssen. Einzelne von ihnen nahmen eine etwas besondere Stellung ein. Oxalsäure und Gerbsäure erregen gar nicht, während Chromsäure in relativ geringer Konzentration wirken soll. Von den Dämpfen flüchtiger Säuren sah Harless Erfolg nur bei der Salpetersäure. Die Schwermetallsalze zeigten in den Versuchen von Eckhard und Kühne nur geringen Erfolg, trotzdem sie den Nerven offensichtlich chemisch zerstörten. Kühne fand als erregend: Zinksulfat, Zinkchlorid, Merkuronitrat, Ferrichlorid, ferner neutrales und basisch essigsaures Blei.

Schon Eckhard hatte gesehen, daß manchmal auch verdünntere Lösungen reizend wirken, ja, er behauptete dies schon für eine Kochsalzlösung, die der physiologischen sehr nahe steht. Wenn es sich nun um den Vergleich zweier Lösungen handelte, nahm man als Maßstab die Konzentration (in Gewichtsprozenten ausgedrückt) und betrachtete denjenigen Stoff als den stärker reizenden, der bei der geringeren Konzentration wirkte.

Durch die Arbeiten von de Vries[4]) und Hamburger[5]) wurde die Aufmerksamkeit auf das Studium von Lösungen mit gleicher Molekülzahl ge-

---

[1]) Zeitschr. f. ration. Med. (2) **1**, 303, 1851. — [2]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 217 u. 224, u. 1860, S. 315; vgl. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser **2**, 171 ff. Posen u. Berlin 1797. — [3]) Die erregende Wirkung des Ammoniaks ist seiner lähmenden gegenüber ungemein klein und nach Harless (Zeitschr. f. ration. Med. **12**, 68, 1861) nicht immer mit Sicherheit zu zeigen. Vgl. Funke (Arch. f. d. ges. Physiol. **9**, 417, 1874); Wundt u. Schelske (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860, S. 263). Kühne (l. c.) erklärt die scheinbare reizende Wirkung von Ammoniak auf den Nerven durch Ammoniakdämpfe, die den Muskel erreichen. Ebenso Abeking (Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. **2**, 256, 1865; Num ammonio caustico soluto nervi ranarum motorii irritentur? Berolini 1867). — Rein negativ waren die Versuche von Mathews (siehe unten) und Emanuel (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1905, S. 484), Reizwirkungen mit Ammoniak zu erzielen. Positive Wirkungen auf den Vagus sah Gad (Ebenda 1880, S. 12). Mit Hilfe von Ammoniakdämpfen soll es nach Bethe gelingen, im lebenden Tier eine Stelle des Nerven leitungsunfähig zu machen, ohne daß typische Degeneration in der üblichen Zeit nachfolgt, obwohl die Funktion sich nicht wieder einstellt (Allgem. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, S. 172, Leipzig 1903). Nach Grützner, vgl. folgende Seite, wirkt Ammoniak auf die sensiblen Nerven kleiner Hautwunden besonders stark ätzend. Vgl. auch Kap. XII. — [4]) Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik **14**, 4, 427. — [5]) du Bois-Reymonds Arch. f. Physiol. 1886, S. 476 u. 1887, S. 31.

lenkt. Hirschmann[1]) unter Heidenhains Leitung und Grützner[2]), der zuerst durch seine Schüler Efron[3]) und Burginski gleich prozentuale Lösungen hatte untersuchen lassen, verglich die Wirkung äquimolekularer Mengen miteinander. Dabei fand Hirschmann, daß die Neutralsalze in 0,4 bis 0,5 molaren Lösungen reizten. Er untersuchte nur Natrium- und Lithiumsalze; die letzteren reizten erst nach ihm in etwas größerer Konzentration als die ersten. Merkliche Verschiedenheit für die Salze mit verschiedenen Anionen fand er nicht. Er scheint, wie nach ihm Mathews[4]), im wesentlichen die Wirkung der Wasserentziehung beobachtet zu haben.

Grützner kam zu scheinbar ganz anderen Ergebnissen. (Über den wahrscheinlichen Grund seiner Abweichung von Hirschmann vgl. l. c. **53**, 102.) Später dehnte er[5]) seine Untersuchungen auf sensible Nerven aus, zunächst am Menschen, indem er sich kleine Wunden beibrachte, oder zufällige kleine Wunden benutzte, um dieselben mit den äquimolekularen Mengen verschiedener Lösungen zu befeuchten. Endlich brachte er solche Lösungen auch beim Tier auf verschiedene zentripetal leitende Nerven.

Das Resultat dieser Untersuchungen für die motorischen Nerven ist folgendes: bei den Holoidsalzen der Alkalien reizte Fluornatrium[6]) am stärksten, dann kam Jod, Brom und Chlornatrium. Unter den Chloriden zeigte sich Cäsiumchlorid dem Rubidiumchlorid und dieses dem Kaliumchlorid überlegen, und endlich bei den Erdalkalien war bei den Chloriden die Reihenfolge der Salze: Baryum, Strontium, Calcium. In bezug auf afferente Nerven ergaben die Natriumsalze der Halogene, sowie die zuletzt genannten Chloride ein analoges Resultat. Bei den Kaliumsalzen, die auf den motorischen Nerven nach Grützner kaum erregend wirken, kehrte sich die Reihenfolge der Anionen um, so daß Chlorkalium stärker als Bromkalium und dieses wiederum stärker als Jodkalium wirkte.

Sehr auffallend ist nach Grützner überhaupt die Verschiedenheit der Wirkungen chemischer Reagenzien auf efferente und afferente Nerven. Ob diese darauf beruht, daß in der Tat diese Nerven spezifisch verschieden sind, kann auch hier wohl erst entschieden werden, wenn man mit den neuen Hilfsmitteln den Aktionsstrom bei den verschiedenen Reizmitteln verfolgt. Ich bin jedenfalls mehr geneigt, auch hier den Unterschied des Effektes allein auf das Verhalten der Endorgane zu beziehen[7]). Auch ist den tatsächlichen Angaben Grützners von Wertheimer[8]) widersprochen worden.

---

[1]) Pflügers Arch. **49**, 301, 1891. — [2]) Ebenda **53**, 83, 1893. — [3]) Ebenda **36**, 467, 1885. — [4]) Amer. Journ. of Physiol. **11**, 455, 1904. — [5]) Pflügers Arch. **58**, 69, 1894. — [6]) Vgl. Tappeiner, Arch. f. experim. Pathol. usw. **25**, 203, 1889. — [7]) Im Zusammenhang damit seien jetzt schon an dieser Stelle Versuche von Peréles u. Sachs erwähnt (Pflügers Arch. **52**, 526, 1892). Die Autoren geben an, daß lokale Narkose, namentlich mit Äther, die Leitungsfähigkeit der sensiblen Fasern früher zum Verschwinden bringen als die der motorischen. Ihre mit dem Galvanometer an den zugehörigen Wurzeln angestellten Beobachtungen sprechen eher für das Gegenteil. Sie helfen sich über diese Schwierigkeit durch die Annahme hinweg, daß der motorische Effekt ein empfindlicheres Reagens darstelle als die negative Schwankung. Es genügt aber die Annahme der größten Empfindlichkeit der direkt ausgelösten Muskelzuckung gegenüber der reflektorischen ebenfalls, um die Resultate zu erklären. Bezüglich ähnlicher durch Magnesiumsalze zu erzielender Wirkungen vergleiche man auch Meltzer u. Auer, Amer. Journ. of Physiol. **16**, 233, 1906. — [8]) Arch. de physiol. **2**, 5 série, p. 790, Paris 1890; vgl. Grützner, Pflügers Arch. **58**, 69, 1894.

Bringt man eine normale Chlorkaliumlösung auf das periphere Ende eines Ischiadicus, so bekommt man nach Grützner keinerlei Bewegung in den Muskeln, während man in wenigen Sekunden die heftigsten, wahrscheinlich schmerzhaften Reflexe hat, wenn man sie auf das zentrale Ende eines Ischiadicus bringt. Normaljodnatrium wie Normalchlorkalium bewirkten im Gegensatz zu konzentrierter Kochsalzlösung, die fast unwirksam war, überaus langdauernden Stillstand, wenn sie auf das zentrale Vagus-Ende appliziert wurden.

Grützner untersuchte auch nicht nur die Reizwirkungen seiner Salzlösungen, sondern auch den Einfluß derselben auf die Erregbarkeit, fand aber dabei eine etwas andere Ordnung der Salzreihen wie in bezug auf das Reizvermögen. Bezüglich der reizenden Wirkungen von Säuren fand Grützner, daß sie, abgesehen vom irregulären Verhalten einiger organischer, nach ihrer Avidität wirken.

Mathews[1]) hat die stärkeren und schwächeren Konzentrationen systematisch durchgeprüft und in bezug auf die ersteren festgestellt, daß die mannigfaltigsten Elektrolyte und Nichtelektrolyte in Lösung von $^1/_5$ bis $^1/_2$ Molar den motorischen Froschnerven zu reizen vermögen. Das zeigte sich sogar bei dem Chlorcalcium, von dem Kühne behauptet hatte, daß es nur in den konzentriertesten Lösungen reize und von dem Ringer doch schon die beruhigende Wirkung bei Zusatz zu physiologischer Kochsalzlösung gesehen hatte[2]).

Auch die rasch lähmenden Kaliumsalze reizen nach Mathews in den angegebenen Konzentrationen, ehe die Lähmung eintritt, sämtlich (vergleiche dagegen Grützner, der auch für konzentriertes Chlorkalium lediglich Lähmung fand).

Die Reizerscheinungen, die bei den angegebenen Konzentrationen von Elektrolyten eintreten, betrachtet Mathews alle nur durch den Wasserverlust bedingt. Nun fand er aber in Übereinstimmung mit seinen Vorgängern, daß manchmal auch viel verdünntere Lösungen wirken. Er glaubt nun, eine ältere von Loeb angegebene, von demselben aber wieder verlassene Theorie aufnehmend, diese zum Extrem weiter ausbauen zu sollen, daß nämlich ohne Rücksicht auf die chemische Zusammensetzung nun die einzelnen Ionen je nach ihrer Ladung entweder reizende oder hemmende Einflüsse haben; die Anionen reizende, die Kationen hemmende, sowie daß der Grad dieser Wirkung auch nur durch rein physikalische Umstände bedingt sei. Es muß für die Einzelheiten dieser Theorie, bei der die einzelnen Ionen wie Elektroden wirken, auf das Original verwiesen werden.

Von den zahlreichen Details, die Mathews feststellte, seien die nachfolgenden hervorgehoben: Unter den Lösungen der Natriumsalze gibt es einige, die nur durch die Konzentration reizend wirken, die Mehrzahl aber reizt den Nerven auch in Lösungen, die isosmotisch mit dem Nerven sind. Unter denen, die stärkere Konzentrationen verlangen, sind zunächst die sauren Salze: Bikarbonat, Bisulfat, Bichromat, dann aber auch das neutrale Chromat, das Jodat, das Valerianat. Einige Lösungen der Kalisalze erregen auch in sehr verdünntem Zustande, z. B. ruft Ammoniumcitrat in sehr verdünnter Lösung ($^m/_{30}$) einen andauernden Tetanus hervor. Rubidiumchlorid

[1]) Amer. Journ. f. Physiol. 11, 455, 1904. — [2]) Über die narkotisierende, hemmende, nicht reizende Wirkung der Chlorcalciumsalze sehe man Meltzer u. Auer, l. c. (w. d. K.).

ist stärker wirkend als Cäsiumchlorid. Bezüglich der Schwermetallsalze findet sich eine eigentümliche Beziehung zwischen der Lösungstension und derjenigen Konzentration, die die Erregbarkeit aufheben. Wegen anderer Details muß ich auf das Original verweisen. Es wäre wünschenswert, wenn die zahlreichen Experimente mit den Overtonschen Kautelen wiederholt würden.

Über die Beeinflussung des Ruhestromes durch Elektrolyte (Höber) sehe man S. 868. Den Einfluß der Calcium- und Magnesiumsalze in ihrer Beziehung zu den elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen vgl. Kap. XIII, F. Der Lehre von der totalen und lokalen Narkose des Nerven ist der Abschnitt XII gewidmet.

V. Die elektrische Nervenreizung.

A. Das Gesetz der indirekten Muskelreizung[1]).

1. Allgemeines.

Die allgemeinen Beziehungen, die bei der elektrischen Reizung des Nerven zwischen Konstanten des einwirkenden Stromes usw. einerseits und der Wirkung im Nerven oder dem mit ihm verbundenen Erfolgsorgan andererseits konstruiert werden können, hat man als „Erregungsgesetze" bezeichnet. Die Zahl der so aufzustellenden Gesetze ist je nach dem Werte, den die einzelnen Forscher auf bestimmte Feststellungen legen, eine verschieden große. Unter diesen Gesetzen ist eine Beziehung hervorzuheben, die etwas sehr Selbstverständliches an sich hat und die namentlich dann ins Gewicht fällt, wenn man verschieden dicke Nerven oder Nervenstrecken oder auch Nerven in situ mit elektrischen Strömen irgend welcher Art reizen und die Reizerfolge miteinander vergleichen will. Es ist klar, daß es z. B. für den in situ befindlichen Nerven total gleichgültig ist, welchen Strom man der äußeren Hautoberfläche zuleitet, daß es vielmehr nur darauf ankommt, welcher Teil dieses Stromes den Nerven wirklich durchsetzt und daß auch hier nicht gleichgültig sein kann, wie groß der Querschnitt dieses Nerven ist. Offenbar spielt in diesen Fällen die Stromstärke in Ampères gemessen keine Rolle, sondern nur die Stromdichte. Auf sie kommt es im Grunde genommen an, und so kann man als ein erstes Gesetz der Nervenerregung festsetzen: für die Nervenreizung mit irgend welchen elektrischen Strömen ist die Stromdichte in erster Linie maßgebend in dem Sinne, daß die Reizwirkung im allgemeinen ceteris paribus mit der Stromdichte im Nerven wachsen muß.

Von den übrigen noch aufgestellten Erregungsgesetzen wird uns das sogenannte „polare" Erregungsgesetz später noch eingehend beschäftigen. Sein Hauptinhalt ist, daß der Strom nur an seiner Ein- und Austrittsstelle zu reizen vermag, und zwar beim Beginn der Stromeinwirkung, oder bei einer Verstärkung des bestehenden Stromes nur an der Austrittsstelle (aus der Faser), beim Aufhören oder Schwächen des Stromes nur an der Eintritts-

[1]) Die einfacheren Methoden der elektrischen Reizung mit konstanten Induktionsströmen usw. setze ich als bekannt voraus; einzelnes wird in dem vorliegenden Abschnitt hervorgehoben. Vgl. Tigerstedt, Handb. d. physiol. Methodik 4, Leipzig 1908 (w. d. K.).

stelle. Im engen Zusammenhange mit diesem polaren Erregungsgesetze stehen die Gesetze, die über den Einfluß des Durchströmungswinkels und der Länge der durchströmten Strecke festgestellt wurden. Sie werden mit ihm zusammen ihre Erledigung finden.

Hier wollen wir uns mit dem Erregungsgesetze κατ᾽ ἐξοχήν beschäftigen: nämlich mit dem Zusammenhang, der bei gegebener Streckenlänge und Zuleitung zwischen Stromstärke (Dichte) und Verlauf einerseits und der Wirkung im Nerven bzw. Erfolgsorgan andererseits konstruiert werden kann. Die meisten Autoren haben das Erfolgsorgan dabei im Auge und diskutieren eigentlich nicht Gesetze der Nervenerregung, sondern Gesetze der indirekten Muskelerregung, oder, noch besser ausgedrückt: der indirekten Muskelreizung. Von fundamentaler Wichtigkeit ist zunächst die Frage, ob sich für die Vorgänge im Nerven eine Maßzahl festlegen läßt, die man als Erregungsgröße bezeichnen kann und der der Muskeleffekt etwa proportional ist, die speziell einen gewissen minimalen Wert erreichen müßte, damit eine minimale Muskelzuckung gegeben sein kann. Diese Frage ist unter gewissen Umständen zu bejahen, zweifelhaft aber ist, ob nicht mehrere Werte gleichen Anspruch darauf haben, die Rolle der „Erregungsgröße" zu übernehmen. Wir werden bald näher sehen, daß das in der Tat möglich erscheint.

Schon Matteucci[1]) hatte sich die Aufgabe gestellt, Beziehungen zwischen der Stärke des einwirkenden Reizes und der Stärke der Muskelzuckung aufzufinden. Diese Untersuchung war, wie du Bois-Reymond mit Recht hervorgehoben hat, nach ihrer ganzen Anlage verfehlt, indem Matteucci die Arbeit bei der Muskelkontraktion in eine ursächliche Beziehung setzen wollte zu dem Zink, das in der Säule bei Reizung des Nerven (!) mit konstantem Strom sich auflöst.

Hermann[2]) machte zuerst, von richtigen Gesichtspunkten ausgehend, einschlägige Beobachtungen. Bei dieser Gelegenheit weist Hermann nachdrücklich auf die Schwierigkeiten hin, die durch die Einschaltung der vielen Zwischenglieder zwischen Reiz und Muskelarbeit für die Gesetze der Reizung gegeben sind. Indes kam, wie Fick sagt, Hermann durch den Gang seiner Untersuchungen von seiner ursprünglichen Aufgabe ab. Fick nahm die ursprünglich gestellte Frage wieder auf und fand: unter gewissen Umständen wachsen Reiz, Erregung und Muskelarbeit in der Art, daß „das Wachsen der einen proportional ist dem Wachsen einer jeden von den beiden anderen". Hierbei reizte Fick[3]) stets mit wachsenden konstanten Strömen, die aber dieselbe kurze Zeit geschlossen waren.

Waller[4]) hat diese Untersuchungen wieder aufgenommen, als Maß des Reizerfolges aber nicht die Muskelzuckung, sondern die negative Schwankung mit dem gewöhnlichen Galvanometer gemessen, also einen Integralwert der Negativitätswelle benutzt. Er findet, daß diese Beziehungen zwischen Reizgröße (wie es scheint Elektrizitätsmenge, die in einem Induktionsschlage dem

---

[1]) du Bois-Reymonds Untersuchungen, 1. Teil, S. 275. — [2]) Hermann, du Bois' Archiv 1861, S. 369. Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen 1, 273 bis 274. — [3]) Fick, Untersuchungen über elektrische Nervenreizung. Braunschweig 1864. Gesammelte Abhandlung 3, 120 f.; vgl. Hermann. — [4]) Brain, 18, 200 und Journ. of Physiol 18; Proc. Physiol. Soc. 1895, p. 38; vgl. Herrik, Amer. Journ. Physiol. 4, 301, 1901.

Nerven zugeführt wird) und der Größe der negativen Schwankung durch eine S-förmige Kurve dargestellt werden, deren Mittellinie praktisch eine gerade ist.

Man wird Fick darin beipflichten müssen, daß die von ihm gefundene Abhängigkeit nicht wohl anders zu erklären ist, als durch einfachste lineare Beziehungen zwischen den Änderungen des Reizes zur Änderung der Erregungsgröße und zur Änderung des Effektes. In diesem Falle muß daher notwendig etwas wie eine Erregungsgröße existieren.

Nun könnte man ja z. B. die Negativität an jeder Stelle direkt als Maß der Erregung dieser einzelnen Nervenstelle betrachten. Es fragt sich aber, wie können wir uns mit Hilfe dieser Negativität den Ausdruck konstruieren, der uns als Maßzahl für den erwarteten Erfolg dienen soll? Ist es einfach die größte erreichbare Negativität, die maximale Ordinate, die diese Funktion zu übernehmen hat, wie Hermann[1]) früher angenommen zu haben scheint, oder ist z. B. unser gesuchter Ausdruck etwa die Summe der Produkte aus der Länge eines kleinen betrachteten Nervenstückes in die dort herrschende Negativität, also ein durch Integration gewonnener Ausdruck[2]) über eine Nervenstrecke, oder, was bei einer wellenförmigen Fortpflanzung auf dasselbe hinauskommt, eine Integration durch die Zeit, die die Erregungswelle braucht, um die Stelle des Nerven zu passieren, der Negativität an dieser einzelnen Stelle, kurz: handelt es sich um eine differentiale Erregung des Nerven, die als Erregungsgröße in unserem Sinne zu gelten hätte, und dann weiter verantwortlich wird für die Effekte des Muskels, oder handelt es sich um einen Ausdruck, der irgendwie durch Integration gewonnen wird? Es ist aber durchaus willkürlich, die Negativität selbst als das Maß der Erregung der einzelnen Stelle zu betrachten. Man kann als solches ebenso gut z. B. den ersten Differentialquotienten der Negativität nach Ort oder Zeit ansehen und kann dann als Erregungsgröße der weitergeleiteten Erregung in unserem Sinne wiederum entweder den so erhaltenen maximalen Wert in der von der Negativitätswelle eingenommenen Strecke als Erregungsgröße betrachten oder auch einen mit Hilfe solcher Differentialquotienten gebildeten Integralausdruck. Bernstein[3]) bevorzugte seinerzeit das letztere. Da man nun aber weiterhin an Stelle des ersten Differentialquotienten auch den zweiten als Erregung der betreffenden Nervenstelle definieren und wiederum die Erregungsgröße daraus durch eine Integration gewinnen kann usw., so sieht man, von welchen Willkürlichkeiten die Frage nach dem Gesetz der Nervenerregung abhängig ist. Hervorzuheben ist, daß eine ganze Reihe so gebildeter Ausdrücke sich vielleicht gleich gut eignen, um in unserem Sinne als Erregungsgröße zu gelten, da sie in erster Annäherung vielleicht alle mit der Änderung des Reizes proportional wachsen. Hermann[4]) hat (1899) den Begriff der Erregung des Nerven mit Hilfe einer Differentialgleichung definiert. Die Erregung wirkt nach ihm nach Art einer Selbstinduktion und verrät sich durch das Auftreten gewisser elektromotorischer Kräfte. Der Muskel bewirkt aber nach Hermann eine Integration der ihm zufließenden Nervenerregungen. Auch nach Hermanns neuerem Standpunkte müßte also das, was wir Erregungsgröße genannt haben, durch eine Integration an der Negativitätswelle erzielt werden.

Bis hierher haben wir immer nur die Frage diskutiert, ob in bezug auf die weitergeleitete Erregung eine solche Maßzahl sich konstruieren läßt. Wenn das auch der Fall wäre, so ist damit doch nicht sicher, ob auch am Orte der Reizeinwirkung eine solche in gleicher Art festgesetzt werden könnte, denn wie unter anderem Engelmann[5]) scharf betont hat: „da man im allgemeinen nicht erwarten darf, daß Wirkungen sich unverändert fortpflanzen, ist es auch nicht gestattet, von

---

[1]) Hermann, Handb. d. Physiol. II, 1, 50 f. — [2]) Diesen Ausdruck könnte man mit Rücksicht auf die noch zu diskutierende Kernleitertheorie passend als die dem Nerven mitgeteilte Gesamtladung bezeichnen, wobei aber zu beachten bleibt, daß es sich hierbei um eine reine Analogie handelt. — [3]) Untersuchung über den Erregungsvorgang der Nerven- und Muskelsysteme, S. 139. Heidelberg 1871. — [4]) Pflügers Arch. 75, 576, 1899. — [5]) Ebenda 3, 404, 1870.

den außerhalb der Einwirkungsstelle des Reizes ablaufenden Vorgängen ohne weiteres auf die örtlichen Wirkungen des Reizes zu schließen".

Nun wäre aber vom Standpunkte der allgemeinen Nervenphysiologie aus das Ideal eines Erregungsgesetzes zunächst doch, zu wissen, wie die Erregung an der Einwirkungsstelle vom Reize abhängig ist. Ich erwähne dies ausdrücklich, um zu zeigen, wie schwierig die Frage gelegen ist.

Eine weitere Komplikation ergibt sich daraus, daß, während die einen Autoren, z. B. Hering und Hermann, den Begriff einer negativen Erregung für durchaus nichts Widersinniges halten, andere, z. B. Hoorweg, erklären, sich nichts darunter vorstellen zu können [1]).

Wenn man alle die Schwierigkeiten erwägt, die der Definition der Fundamentalbegriffe entgegenstehen, so wird man begreiflich finden, daß die Möglichkeit, eine einfache mathematische Formel aufzustellen, die allgemein für alle Fälle Gültigkeit hat und das Erregungs- und Reizungsgesetz darstellt, wenig wahrscheinlich erscheint, namentlich wenn diese Formel auch für die quantitativen Beziehungen zwischen Reizung und Erfolg Geltung haben soll, die zwischen minimaler und maximaler Erregung stattfinden können. Man wird es daher verstehen, wie Biedermann [2]) wiederholt gegen alle solche Versuche Stellung genommen hat. Trotzdem ist es gelungen, zunächst für einfache Fälle, momentane Stromstöße, Kondensatorenentladungen, Formeln aufzustellen, die für Minimalreize mit erstaunlicher Genauigkeit die Ergebnisse der Versuche übersichtlich darzustellen gestatten. Ganz in neuerer Zeit ist es Nernst gelungen, im höchsten Grade wahrscheinlich zu machen, wieso diese verschiedenen Formeln von einem Gesichtspunkte aus begriffen und verifiziert werden können. Im Innern der Gewebe kann der elektrische Strom nur kataphorisch oder ionenverschiebend wirken. Die letztere Eigenschaft ist es vielleicht allein, um welche es sich bei den Vorgängen der Erregung handelt. Diese Ionenverschiebungen führen an der Grenze verschiedener Lösungsmittel, allgemein überall da, wo die Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen sich ändert, zu Konzentrationsänderungen der gelösten Elektrolyten. Die Konzentrationsänderungen ihrerseits bewirken dann erst sekundär Änderungen der Reaktionsgeschwindigkeiten; dadurch werden sowohl Vorgänge eingeleitet, die erst die eigentliche Erregung darstellen, oder die diese befördern, oder ihr entgegen wirken. Doch gehen wir zunächst, zum Teil historisch, die verschieden aufgestellten „Erregungsgesetze" durch.

2. du Bois-Reymonds Gesetz der Nervenerregung.

du Bois-Reymond formulierte bekanntlich sein Gesetz der Nervenerregung dahin:

„Nicht der absolute Wert der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Wertes von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen

---

[1]) Dadurch, daß man die Meinung vertreten kann, daß die Erregung im Nerven jederzeit genau definierbar sei, eine für den Muskel wirksame Erregungsgröße sich aber trotzdem in gleicher Weise nicht definieren lasse, werden die vorhandenen Schwierigkeiten nicht verringert. — [2]) Elektrophysiologie 1895, S. 540, 546; Pflügers Arch. **80**, 408 f., 1900; Ergebnisse von Asher u. Spiro 1903, 2. Jahrgang, 2. Abt., S. 103 f.

folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Größe vor sich gingen, oder je größer sie in der Zeiteinheit waren." (Untersuchungen über tierische Elektrizität 1, 258.) Die Tatsachen, die diesem du Bois-Reymondschen Gesetze zugrunde lagen, sind im wesentlichen die folgenden. Ein konstanter Strom wirkt auf den motorischen Froschnerven, von gewissen Ausnahmen abgesehen, nicht erregend, oder braucht wenigstens nicht erregend zu wirken. Jede Änderung der Stromstärke indessen beantwortet der Muskel mit einer kräftigen Zuckung. Die Änderung muß in einer gewissen Weise plötzlich geschehen. Es ist dabei innerhalb weiter Grenzen gleichgültig, ob die Änderung sich auf einen schon vorhandenen Bestandstrom superponiert oder ob ursprünglich kein Strom herrscht. Mit Hilfe des du Bois-Reymondschen Saitenrheokords kann man für den Nerven durch passendes Hintereinandereinschalten von immer mehr Plattenpaaren einer Voltaschen Säule oder einer galvanischen Batterie (Ritter) für den menschlichen Körper, die Möglichkeit des „Einschleichens" des Stromes zeigen. Andererseits ist die energische Wirkung der Induktionsschläge bekannt und diese Wirkung um so größer, je rascher der Verlauf. Öffnungsschläge wirken stärker als Schließungsschläge. Mit diesen Tatsachen scheint die Formulierung du Bois-Reymonds sehr gut zu harmonieren. Dabei dachte sich du Bois-Reymond, daß der Strom in jedem Moment einen gewissen Beitrag zur Gesamterregung liefert und daß durch Integration über diese vom Strome gelieferten Beiträge durch die Zeit der Einwirkungsdauer hindurch der totale Wert (d. i. die Erregungsgröße) erhalten werde.

Bemerkenswert ist, daß du Bois-Reymond das Gesetz auch mathematisch formulierte, und zwar ist die Differentialerregung nach ihm $d\eta = \varepsilon\, dt$ und

$$\varepsilon = F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right),$$

wo Δ die Stromdichte im Nerven bezeichnet. Die Integralerregung ist:

$$\eta = \int_T^{T_1} F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right) dt.$$

Beachtenswert ist, daß du Bois-Reymond nur den absoluten Wert der Änderung der Dichte mit der Zeit in seine Formel eingeführt wissen will. Da es gewöhnlich üblich ist, den absoluten Wert durch eckige Klammern anzudeuten, so muß also das du Bois-Reymondsche Erregungsgesetz in seiner ursprünglichen Fassung lauten:

$$\eta = \int_T^{T_1} F\left(\left[\frac{d\Delta}{dt}\right]\right) dt.$$

du Bois-Reymond diskutiert gewisse Spezialfälle, die sich aus seiner Formel ergeben und kommt zu dem Satze: „daß zwischen Elektrizitätsmenge und physiologischer Wirkung keine wesentliche und unmittelbare, sondern vielmehr nur eine ganz willkürlich vermittelte Beziehung stattfinde" und benutzt die Gelegenheit zu einem Hieb auf Matteucci. In den Nachträgen im zweiten Bande (2. Abt., S. 150), der 1884 erschien, hat du Bois-Reymond statt $F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right)$ den Ausdruck $\Phi\left(\left[\frac{d\Delta}{dt}\right]^2\right)$ eingesetzt, das Quadrat des Differentialquotienten, um den Schwierigkeiten zu entgehen, die der Operation mit den absoluten Werten des Differentialquotienten anhaften.

Diese zweite Formel des du Bois-Reymondschen Erregungsgesetzes hat recht wenig Beachtung gefunden, obschon sie namentlich von einem Einwande frei

ist, der der ersten Formulierung gemacht werden kann. Setzt man nämlich in der ursprünglichen du Bois-Reymondschen Formulierung anstatt die Differentialerregung einer unbekannten Funktion der Schwankung gleich zu setzen, proportional dieser, so ergibt sich, wenn verschiedene Schwankungen dieselbe kleine Zeit dauern, eine um so höhere Erregung, je stärker die Schwankung, d. h. ein starker Strom, der dieselbe Anstiegdauer hat wie ein schwacher, reizt stärker, eine Konsequenz, die du Bois-Reymond mit Recht zog, eine Konsequenz, die aber auch bei der zweiten Form des Erregungsgesetzes durchaus bestehen bleibt. Man integriert dabei über gleiche Zeiten und macht die Annahme, daß am Ende dieser Zeit die Stromschwankung Null geworden ist, sie jedoch während dieser Zeit selbst konstant angenommen werden darf. Nun ist es du Bois-Reymond durchaus entgangen, wenn man von Null bis unendlich integriert, dieselbe Annahme einer einfachen Proportionalität zu Absurditäten führt. Es würden dann nämlich die Ströme gleich stark reizen, wenn ihre Endwerte dieselben sind, wie auch immer ihr Verlauf ist, während doch die Wirkung desselben Endstromes, wie schon das „Einschleichen" zeigt, gänzlich von der Art abhängt, wie der Strom ansteigt. Hoorweg[1]) ist es gewesen, der diese Lücke in den Betrachtungen aufgedeckt hat. Die zweite du Bois-Reymondsche Formulierung im Nachtrage, wird durch diesen Einwand nicht berührt, wenn man also die wirksame Erregung in jedem Momente, das in der Formel vorkommende ε, proportional dem Quadrate der Stromschwankung setzt.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß das du Bois-Reymondsche Gesetz von dem Autor zunächst nur für den motorischen Froschnerven aufgestellt wurde. Für die sensiblen Nerven nahm auch du Bois-Reymond[2]) an, daß die Funktion ε gleich zwei anderen Funktionen ist, $\varepsilon = F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right) + \Phi(\Delta)$, von denen die erste mit der beim motorischen Froschnerven übereinstimmt, die zweite die Dichte des Stromes selbst enthält. Bemerkenswerterweise findet er aber, daß man hier nicht die gesamte Erregung durch Integration gewinnen kann. „Empfindung läßt sich nicht summieren".

Auch wenn sich die Stromschwankung auf einen bestehenden Strom superponiert, gab du Bois-Reymond eine andere Formulierung an, $d\eta = F\left(\Delta\frac{d\Delta}{dt}\right)dt$, d. h. also, in diesem Falle geht auch nach du Bois-Reymond die absolute Stärke des Stromes in die Formel ein[3]).

Noch eine fünfte Formulierung, die dem Einfluß der Länge der durchströmten Strecke gerecht werden will, findet sich auf S. 296 angedeutet.

Schon du Bois-Reymond[4]) versuchte, sein Gesetz in schärferer Form zu begründen, als es durch Verwendung des einfachen Saitenrheochords möglich war. Er konstruierte sein Schwankungsrheochord, durch welches eine lineare Stromschwankung im Nerven erzielt werden sollte. Ähnlich wie bei seinem Saitenrheochord wurde hierbei eine quecksilbergefüllte Röhre über einen Platindraht geschoben. Die Versuche waren wenig befriedigend, indem allerlei störende Erschütterungszuckungen auftraten, die auf plötzliche Änderung des Übergangswiderstandes zu Platindraht und Quecksilber zu beziehen waren.

---

[1]) Hoorweg behandelt das Erregungsgesetz an sehr vielen Stellen. Ich erwähne die folgenden aus dem Pflügerschen Archiv: **52**, 87, 1892; **53**, 587, 1893; **57**, 427, 1894; **71**, 128, 1898; **74**, 1, 1899; **82**, 399, 1900; **83**, 89, 1901, **85**, 106, 1901; **87**, 94, 1901. — [2]) du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität **1**, 288. — [3]) Insofern eine spätere Schwankung stets als auf einen bestehenden Strom superponiert betrachtet werden kann, kann man die Anfänge der Meinung, der absolute Wert des Stromes spiele eine wesentliche Rolle bei den Erregungsgesetzen, schon bei du Bois-Reymond gegeben sehen. — [4]) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen **1**, 198, 1875.

Später hat Bernstein ein anderes Prinzip angegeben, Stromschwankungen nach Art des Schwankungsrheochords herzustellen, doch hat er Versuche mit demselben nicht publiziert.

3. Erste Zweifel an dem du Bois-Reymondschen Gesetz.

Der erste, der dem du Bois-Reymondschen Erregungsgesetz widersprochen hat, ist Pflüger. Doch geschah dies wohl nur mit Rücksicht auf die tetanisierende Wirkung konstanter Ströme. Pflüger sagt [1]): „Obwohl die Erregung vor allem abhängt von den Schwankungen der Dichte des die Nerven durchfließenden Stromes, so reagieren diese doch auch gleichwohl auf den Strom in beständiger Größe. Während die letztere Abhängigkeit sich so gestaltet, daß die Funktion anfangs wächst, ein Maximum erreicht, um dann wieder abzunehmen, bleibt das genauere Gesetz der anderen Abhängigkeit vor der Hand unbekannt."

Da man aber immerhin den Öffnungs- und Schließungstetanus als einen Ausnahmefall ansehen kann (vgl. später Kap. XIV, E.), so könnte für das gewöhnlich als normal zu bezeichnende Verhalten vieler Nerven das du Bois-Reymondsche Gesetz ja immer noch seine Gültigkeit haben.

Aber auch in diesem Falle hat zuerst von Bezold gewisse Einwände formuliert, die aus den Latenzzeiten abgeleitet waren, die zwischen Nervenreiz und Muskelzuckung verstrichen. von Bezold fand nämlich, daß ein kurzdauernder Induktionsschlag eine kürzere Latenzzeit zur Folge hat, als ein sehr schwacher konstanter, im Nerven absteigend gerichteter Strom. Er schloß [2]): „daß im Augenblicke der Schließung schwacher Ströme im Nerven die Erregung nicht sofort eintritt, sondern daß eine bestimmte, von der Stärke dieser Ströme abhängige Zeit verfließt, innerhalb deren der Nerv für die Erregung vorbereitet wird; innerhalb deren die vom Strome durchflossene Nervenstrecke in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit versetzt wird, vermöge deren sie nun fähig wird, auf den in konstanter Stärke fließenden Strom mit dem Molekularvorgang der Erregung zu antworten" [3]).

An diese Untersuchungen von Bezolds schließen sich die Untersuchungen von Fick an, die in Widerspruch mit dem du Bois-Reymondschen Erregungsgesetz zu stehen scheinen, wenigstens wenn man dieses als Erregungsgesetz irritabler Substanzen überhaupt auffassen will. Er untersuchte [4]) genau das Verhalten der Schließmuskeln von Anodonta. Die dabei gewonnenen Schlußfolgerungen veranlaßten ihn dann zu analogen Untersuchungen am Froschnerven [5]).

Beim Muschelmuskel fand Fick, daß auf sehr langsame Stromschwankungen der Muskel noch reagiert, die den Froschmuskel in Ruhe ließen und umgekehrt, im selben Kreise der Froschmuskel im lebhaftesten Tetanus sich

---

[1]) Pflüger, Untersuchungen über d. Physiol. d. Elektrotonus, S. 453. Berlin 1859. — [2]) v. Bezold, Untersuchungen über die elektr. Erregung der Nerven und Muskeln, S. 279. Leipzig, Engelmann, 1861. — [3]) Daß die Erregung bei Reizung mit dem konstanten Strom nicht sofort, sondern nach einer gewissen Vorbereitungszeit eintritt, ist u. a. auch durch Garten und Nicolai für den Hechtnerven gesichert. Garten, „Beiträge z. Physiol. d. marklosen Nerven", S. 36, Jena 1903; Nicolai, Pflügers Arch. 85, 73, 1901. — [4]) Beiträge zur vergleichenden Physiol. der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863. — [5]) Ebenda u. Untersuchungen über die elektrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

befinden kann, während der Muschelmuskel nicht reagiert. In derselben Abhandlung findet Fick[1]: „An eine prinzipiell neue Formulierung des Grundgesetzes der elektrischen Muskelreizung ist noch nicht gedacht worden. Sie kann nun aber nicht mehr entbehrt werden angesichts der Erscheinungen, welche ich am Schließmuskel der Muschel beobachtet habe.“ Er findet (S. 52) (bei Muschelmuskeln), „daß bei bestimmter Weite der Stromdichtheitsschwankung die veränderte Dichtheit eine gewisse Zeit hindurch dauern muß, wenn die Schwankung als Reiz wirken soll“, und er sagt (S. 53): der Wert des Reizes hängt auch ab von dem absoluten Werte der Stärke des Stromes, dessen Schluß oder dessen Öffnung den Reiz hervorbringt.

Vor Fick hatte schon Harless beobachtet, daß ein sehr häufig unterbrochener Strom entgegen dem du Bois-Reymondschen Gesetz nicht anders wie ein konstanter wirke, und Fick und auch Heidenhain[2]) konnten diese Angaben nur bestätigen.

Mit Hilfe seines Federrheotoms konnte Fick einen Strom eine variable, sehr kleine Zeit schließen und er fand hauptsächlich mit diesem Instrument, daß auch beim Froschnerven der Strom bei einer gewissen Stärke erst von einer gewissen Dauer an Reaktion hervorruft, sowie auch dann, daß derselbe konstante Strom, wenn er längere Zeit einwirkt, einen größeren Effekt bewirkt.

Brücke betonte, daß man eigentlich unterscheiden soll zwischen einer Konstanten, die die richtige Erregung des Nerven charakterisiert und dem Beitrag, den in jedem Moment der Strom zu demselben leistet. Charakteristisch für Brücke[3]) ist, daß er in seiner Form des allgemeinen Erregungsgesetzes ein Verschwinden unwirksamer Erregungen annimmt.

Brücke[4]) entwickelt nämlich für die Erregungsgröße P, bei ihm aktuelle Reizgröße genannt, den Ausdruck:

$$P = \int_0^a (u - y)\, dt,$$

darin ist u die Geschwindigkeit, mit der im Nerven der Abstand vom Normalzustande Platz greift; u konvergiert gegen Null mit wachsender Zeit. y ist eine komplizierte Funktion, die wie ein dekrementieller Faktor wirkt, so daß der Ausdruck $u - y$ bei Einwirkung eines konstanten Stromes bald 0 wird.

Einer ähnlichen Annahme begegnen wir bei einer Untersuchung von König[5]), der unter Helmholtz' Leitung arbeitete und zum Teil in Widerspruch mit den tatsächlichen Ergebnissen von Fick geriet. Er fand, wie Fick, daß der Strom eine gewisse Zeit braucht, um zu wirken, daß diese Zeit vergrößert wird, wenn man durch Selbstinduktionen für langsameren Anstieg des Stromes sorgt, beobachtet aber gewisse Unstetigkeiten nicht, die Fick gesehen hatte. König fand seine Resultate in Übereinstimmung mit dem du Boisschen Erregungsgesetz und gab als allgemeine Form an:

---

[1]) Fick, Gesammelte Abhandlg. 3, 44. — [2]) Studien des physiol. Instituts zu Breslau, 1. Heft, S. 64, 1861. — [3]) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., 58, 2. Abt., 1868. — [4]) Ebenda, S. 457. — [5]) König, Ebenda 62, 2. Abt., Oktober 1870.

Die Erregungsgröße ist gegeben:

$$E = \int_0^t F(t) \frac{di}{dt} dt.$$

Dabei ist $F(t)$ ein Faktor, der für sehr kleine t einen Wert hat, sich aber mit wachsendem t rasch der Null nähert, also ein Dekrement der Erregung darstellt.

Ich hebe nochmals hervor, daß die Arbeit unter Leitung von Helmholtz angestellt wurde. Während nun aber König, abgesehen von diesem dekrementiellen Faktor, ganz auf du Boisschem Boden steht, findet sich jener Faktor implicite auch bei Engelmann, der aber auf eine mathematische Formulierung des Gesetzes verzichtet und, wie schon erwähnt, die Trennung von örtlicher und fortgeleiteter Erregungsgröße einführt, im übrigen aber wie Fick auch die Intensität des Stromes selbst an der Erregung beteiligt sein läßt.

Engelmann ging von Versuchen am Kaninchenureter aus, der sich nach ihm in mannigfaltigster Beziehung wie ein einziger Muskel verhielt. Er nahm an, daß der Strom an der Kathode unaufhörlich jene Veränderungen zeigt, welche daselbst als Erregungsursache wirken. Er sagt dann [1]: „Daß es dennoch gelingt, einen starken Strom ohne sichtbare Erregung in den Ureter einschleichen zu lassen, erklärt sich aus dem Zusammentreffen zweier Umstände: erstens nämlich wird, aus dem oben angeführten Grunde, die in jedem bestimmten Augenblick des Ansteigens vorhandene Summe von Erregungsursachen um so kleiner sein müssen, je geringer die mittlere Dichtigkeit des Stromes in den vorhergehenden Zeitteilchen war: zweitens aber nimmt, wie wir fanden, in den späteren Zeitabschnitten die erregende Wirkung des Stromes mehr und mehr ab. Da nun die in den einzelnen Zeitteilchen erzeugten Erregungsursachen sich nicht dauernd summieren können, sondern die zuerst erzeugten nach einiger Zeit immer wieder geschwunden sein müssen — man würde ja sonst immer bei längerer Schließung Kontraktion erhalten —, so braucht die Summe der gleichzeitig vorhandenen Erregungsursachen in keinem Augenblick eine wirksame Höhe zu erreichen.“

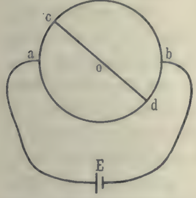
4. Rheonomversuche.

Von neuem in Fluß gebracht wurde die Frage der Gültigkeit des ursprünglichen Erregungsgesetzes durch von Fleischl [2]), der mit Hilfe seines Orthorheonoms geradlinige Stromschwankungen herzustellen suchte. Das Prinzip des Apparates besteht in folgendem: Wenn man an zwei gegenüberliegenden Punkten eines Kreises von konstantem Widerstand einen Strom zuführt und nun von zwei anderen am Ende eines Durchmessers gelegenen Punkten etwa zum Nerven ableitet, so ergießt sich ein Stromzweig durch den Nervenkreis, der einen maximalen Wert hat, wenn die Ableitungs- mit den Zuleitungsstellen zusammenfallen, dessen Wert Null ist, wenn der ableitende Durchmesser gegen den zuleitenden um 90° gedreht ist. Gleichzeitig findet an diesen letzteren Punkten, wenn man den ableitenden Durchmesser in

[1]) Pflügers Arch. 3, 304, 1870. — [2]) Gesammelte Abhandlungen, S. 268, 1893.

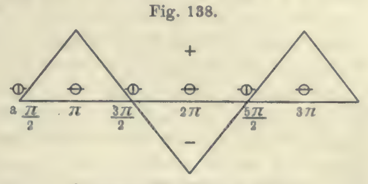
Rotation versetzt, ein Zeichenwechsel des Stromes statt. Das Prinzip wird durch beifolgende Skizze, der Stromverlauf durch das Orthorheonom wird durch die folgende Kurve dargestellt. Mit diesem Instrument gelang zunächst von Fleischl die Demonstration der Richtigkeit des du Bois-Reymondschen Gesetzes im allgemeinen, d. h. es bedurfte einer gewissen Geschwindigkeit, mit der das Orthorheonom gedreht wurde, damit das Nervmuskelpräparat mit einer Zuckung reagierte. Hervorzuheben ist, daß diejenigen Momente, in welchen der Strom sein Maximum hat und in welchen der zweite Differentialquotient nach der Zeit unendlich wird, keine besonderen Reizwirkungen entfalten.

Fig. 137.



Schema des Fleischlschen Orthorheonoms.

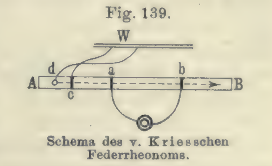
Fig. 138.



Stromverlauf bei Verwendung des Orthorheonoms.

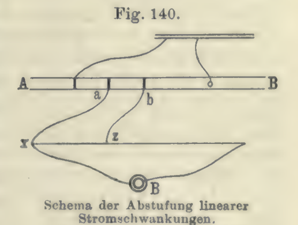
Da das Fleischlsche Rheonom zwar gestattet, abwechselnd gerichtete lineare Stromschwankungen hervorzubringen, aber nicht einen einfachen Anstieg des Stromes bequem herzustellen erlaubt, so wurde gleichzeitig teils durch Fuhr[1]) das Fleischlsche Rheonom passend abgeändert, teils von v. Kries[2]) ein neuer Apparat konstruiert, der die gewünschte Wirkung hatte. v. Kries' Vorrichtung, das „Federrheonom", beruht auf folgendem Prinzip: Man denke sich in der nebenstehenden Fig. 139 eine mit Zinksulfat gefüllte Flüssigkeitsrinne $A — B$ gegeben. Durch $a — b$ (amalgamierte Zinkelektroden) wird ein Strom zugeführt und die Punkte c — d gehörten dem Kreise mit großem Widerstande, also dem Nervenkreise, an. Befinden sich dann c und d in der Strecke Aa, so fließt kein Strom durch den Nervenkreis, da diese ein konstantes Potential hat. Wenn man nun den Punkt d (eine amalgamierte Zinkspitze) gegen a beschleunigt, so daß der Punkt d eine gewisse konstante Geschwindigkeit schon vor dem Erreichen des Punktes a hat, so kann d leicht mit wenigstens annähernder konstanter Geschwindigkeit zwischen a und b bewegt werden. Es wird dann der Strom während dieser Bewegung linear ansteigend um so rascher, je schneller die Geschwindigkeit der Spitze

Fig. 139.



Schema des v. Kriesschen Federrheonoms.

Fig. 140.



Schema der Abstufung linearer Stromschwankungen.

---

[1]) A. Fuhr, Versuchsresultate mit v. Fleischls Rheonom, Arch. f. d. ges. Physiol. 38, 313 bis 321, 1886. — [2]) J. v. Kries, Notiz über das Federrheonom, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885, S. 85, namentlich 1884, S. 337 f.

wird, und vorausgesetzt, daß der Widerstand im Nervenkreis sehr groß ist, die weitere Bewegung von *d* über *b* hinaus dann keine weitere Steigerung des Stromes bewirken können. Es findet sich also Gelegenheit, zwischen *b* und *B* die konstante Geschwindigkeit der Spitze *d* wieder zu dämpfen und auf Null zurückzuführen.

Wird der Strom momentan mittels eines Schlüssels geschlossen, so nennt v. Kries [1]) dies Momentanschließung; die mit Hilfe seines Federrheonoms bewirkten Schließungen nennt er Zeitschließungen und entsprechend unterscheidet er zwischen Momentanreizen und Zeitreizen. Bei den Zeitreizen sind nun im allgemeinen zur Hervorrufung derselben Kontraktion, z. B. der minimalen, stärkere Ströme erforderlich als bei den Momentanreizungen. Das Verhältnis der Stromstärken der Zeitreize zu denen der Momentanreize, welche gleichen Effekt geben, wird Reizungsdivisor genannt. Derselbe ist für verschiedene Anstiegdauern verschieden, immer aber sind, von gewissen Ausnahmefällen bei stärkerem Strom abgesehen, die Reizungsdivisoren ihrer Natur nach größer als Eins. Im allgemeinen werden die Reizungsdivisoren um so größer, je kleiner die Anstiegdauer, doch wächst die Kurve der Reizungsdivisoren anfangs steil, dann weniger steil; indessen nicht geradlinig, indem ein weniger steiles Mittelstück zwischen das steilere Anfangs- und Endstück eingeschoben ist. Bleibt die Anstiegsdauer konstant, so wird der Reizungsdivisor um so größer, je stärker die Zuckung. Der Reizungsdivisor wächst ferner mit der Temperatur. v. Kries glaubt aus seinen Versuchen ferner schließen zu können (Untersuchung der negativen Schwankung des Muskels mit dem Capillarelektrometer und dem Rheotom), daß Zeitreize und Momentanreize verschiedene Erregungswellen im Nerven und dadurch auch im Muskel bedingen und glaubt, daß der Vorgang bei der physiologischen Innervation dem durch Zeitreize bedingten ähnlich sei [2]). v. Fleischl [3]) und v. Kries ziehen aus ihren Untersuchungen keine Schlüsse gegen das du Bois-Reymondsche Zuckungsgesetz.

Im Anschluß an diese Untersuchung mag eine neuere erwähnt werden, die Keith Lucas [4]) angestellt hat. K. Lucas variierte den Strom im Hauptkreis durch Änderung des Widerstandes. Im Hauptkreis war nämlich ein Flüssigkeitswiderstand (Zinksulfatlösung) eingeschaltet, der aus zwei Abteilungen bestand, die durch ein rechteckiges Loch miteinander kommunizierten. Das letztere konnte durch einen gleichmäßig bewegten Schieber geschlossen bzw. geöffnet werden. Bei passender Wahl der Schieberform wurden dann, wie K. Lucas sich mit Hilfe des Saitengalvanometers und photographischer Aufnahmen der Fadenbewegung überzeugte, praktisch linear ansteigende Ströme erhalten. Unter Verwendung besonders konstruierter Elektroden (siehe das Original) gelang es ihm die Versuche durch Stunden fortzuführen; indem er dabei die in den ersten $1^1/_2$ Stunden gemachten Beobachtungen wegen ihrer Unregelmäßigkeit verwarf, erhielt er sowohl für den Froschnerven wie für den Krötennerven gewisse recht bemerkenswerte konstante Ergebnisse. Er findet so, daß ein geringer Grad der Steilheit existiert, bei dem ein schließlich noch so starker Strom nicht zu reizen vermag. Für den Grenzwert ergibt sich, daß ein Strom in einer Sekunde beim Froschnerven 60 mal, beim Krötennerven 45 mal so groß werden mußte, als derjenige ist, der bei der momentanen Schließung gerade reizt. Dabei sind die Schwankungen dieser Zahlen nicht sehr groß, sie liegen für den Froschnerven zwischen 50 und 81, für den Krötennerven zwischen 39 und 55; den so bestimmten Zahlen kommt daher vielleicht eine weitere Bedeutung zu. Die be-

---

[1]) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1884, S. 347. — [2]) Ebenda S. 368. — [3]) Wiener Sitzungsber. **76**, 3. Abt., 1877. — [4]) Journ. of Physiol. **36**, 253, 1907.

treffende Zahl für einen Krötenmuskel ist, wenn die Reizung nicht lokal beschränkt bleibt, sondern zur Zuckung des ganzen Muskels führt, 4,4.

Von anderen Versuchen, bestimmte unwillkürlich variable Anstiegsformen zu erzielen, sind die Bestrebungen d'Arsonvals zu nennen, der sich einer Vorrichtung bediente, die große Ähnlichkeit mit der Bernsteinschen hatte bzw. mit dem Federrheonom von v. Kries, bei dem aber die Ströme durch einen Kondensator variabler Kapazität geleitet wurden. d'Arsonval[1]) konnte die Art der Potentialschwankung gleichzeitig aufschreiben. Er erhielt so eine Kurve, die er „la charactéristique de l'excitation électrique" nannte. Indem nun d'Arsonval, worauf Cybulski und Zanietowski sowie Georg Weiss aufmerksam machten, die Ladezeit des Kondensators vernachlässigte, glaubte er durch diese Kurve direkt die Form der Stromschwankung zu kennen. Bezüglich des Nerven fand d'Arsonval[2]) „Que l'excitabilité du nerf est mise en jeu surtout par la rapidité et la grandeur de la variation du potential; la quantité d'électricité mise en jeu joue un rôle secondaire."

Bemerkenswert ist, daß für den Muskel d'Arsonval die Vorstellung hatte, daß der Reizstrom sich in mechanische Energie nach Art eines thermischen Motors verwandeln könne. In derselben Abhandlung schlug d'Arsonval vor, die Reizung eines Nerven, wenn sie durch eine auf- und absteigende Potentialschwankung von der maximalen elektromotorischen Kraft von 0,01 Volt durch 0,01 Sekunde hindurch andauert und dabei eine Elektrizitätsmenge von 0,01 Mikrocoularat den Nerven durchfließt, als Reizeinheit zu nehmen und ihr den Namen Galvani zu geben.

Es ist klar, daß diese d'Arsonvalsche Einheit sich kein Bürgerrecht erwerben konnte und von dem Autor selbst verlassen wurde.

Bei dem Kymorheonom Danilewskys wird die Schwankung dadurch erzeugt, daß ein Zinkstab in eine Mischung von Zinksulfat und Glyzerin variabel eingetaucht werden kann. Die Lösung befindet sich in einem senkrechten Zylinder. Der Strom wird am Boden zugeführt und durch die bewegliche Elektrode weitergeleitet bzw. umgekehrt. Dieser variable Widerstand wird entweder in die Haupt- oder in die Nebenleitung eingeschaltet und die Ströme werden direkt oder durch Vermittelung eines Induktionsapparates dem Präparate zugeleitet. Bei den Hauptversuchen wurde die bewegliche Elektrode rhythmisch durch ein Uhrwerk in Gang gesetzt. Daneben benutzte Danilewsky[3]) aber auch einen Fallapparat für die Herstellung einmaliger Schwankungen. Zu dem uns hier interessierenden Zuckungsgesetz nimmt Danilewsky[4]) nicht ausgesprochene Stellung. Einen Fallapparat benutzte auch Mareš[5]), indem er einen Magnetstab durch eine Spule mit Hilfe der „Atwoodschen Fallmaschine" bewegte. Sein Hauptresultat war: „Entre l'excitant et l'excitation neuro-musculaire il n'y a pas de proportionnalité; il n'y a même aucun rapport fixe, aucun nombre, aucune équation qui exprimerait cette relation. Le rapport est tres irrégulier et variable."

---

[1]) d'Arsonval, Arch. de physiol. 1 (5), 423—437, 1889. — [2]) Derselbe, Ebenda, S. 252. — [3]) Danilewsky, Über die Reizung der Nerven mittels kymorheonomischer Induktionsströme, Zentralbl. d. Physiol. 3, 198, 1889. — [4]) Derselbe, Über ein Kymorheonom, Ebenda 1, 490, 1887. — [5]) Mareš, Sur les relations entre l'excitation électrique et la réaction neuro-musculaire. Prag 1893.

Zwei Jahre später hat ein Schüler von Mareš, Plavec[1]), die Versuche wieder aufgenommen, und zwar mit dem von Kriesschen „Federrheonom“, dasselbe noch in mannigfaltigerer Anordnung als von Kries anwendend[2]).

Ehe wir auf die Plavecschen Resultate eingehen, empfiehlt es sich, zunächst die Ansichten von Biedermann[3]) und gewisse Versuche von Grützner[4]) zu besprechen.

5. Anschauung Biedermanns, Versuche Grützners.

Biedermann (l. c.) sagt — allerdings vor Besprechung der Erscheinungen am Nerven, aber im Anschluß an das du Boissche Erregungsgesetz —, „wenn auch zugegeben ist, daß in vielen Fällen, und insbesondere bei allen rasch reagierenden, die Erregung dementsprechend auch rasch leitenden kontraktilen Substanzen, der Reizerfolg (insoweit er sich durch sichtbare Gestaltsveränderungen verrät) vorzugsweise im Momente des Entstehens oder Verschwindens des Stromes sich geltend macht (Schließungs- und Öffnungszuckung), so kann es doch andererseits nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß der elektrische Strom in jedem Falle während der ganzen Dauer seines Fließens jene Veränderungen der irritablen Substanzen bewirkt, welche einerseits der Erregung, andererseits dagegen antagonistischen Hemmungsvorgängen zugrunde liegen. In vielen Fällen sind sogar diese Dauerwirkungen überhaupt die einzigen, welche im Gefolge der elektrischen Reizung hervortreten (glatte Muskeln, viele Protisten). Ströme von zu kurzer Dauer bleiben dann wirkungslos und es läßt sich dies, wie gezeigt wurde, auch für quergestreifte Muskeln bei Anwendung geeigneter Versuchsmethoden nachweisen. Der Strom muß, um erregend zu wirken, unter allen Umständen eine gewisse, und zwar um so größere Dauer besitzen, je geringer die Erregbarkeit und je langsamer die Reaktion des betreffenden Plasmas ist. Ebensowenig wie bei der Schließung des Stromes die Erregung nur eben den Moment des Entstehens begleitet, ist dies der Fall bei Öffnung des Stromkreises; auch die Öffnungserregung überdauert erheblich das Verschwinden des Stromes.“

Dabei meint also Biedermann, in Übereinstimmung mit Engelmann, die Vorgänge am Orte der direkten Reizung. Damit der Erregungsvorgang sich fortleitet, ist auch nach Biedermann die Intensitätsschwankung von einer gewissen Steilheit das Notwendigste. Er sagt (l. c. S. 268): „Fortpflanzung der Erregung vom Orte der direkten Reizung findet bei Einwirkung des elektrischen Stromes an geeigneten Objekten in der Regel nur bei genügend raschen Stromesschwankungen statt, mögen dieselben nun von Null oder irgend einem endlichen Werte ausgehen.“ Daß Biedermann den Nerven nicht ausschließt, ergibt sich dann direkt auf S. 542, wo er im Hinweis auf den Schließungstetanus des Froschnerven und namentlich der Nerven der Warmblüter und auf das Verhalten der Scherennerven des Krebses, zu dem Resultate kommt: „Es hat daher das du Boissche allgemeine Gesetz der Erregung für die indirekte

[1]) Bull. intern. d. l'acad. de Bohème 1897. — [2]) Vgl. Lapicques Orthorheonom, Compt. rend. **64**, Heft 1, S. 6, 1908 (w. d. K.). — [3]) Biedermann, Elektrophysiol., S. 267. Jena 1895. — [4]) Pflügers Arch. **41**, 256, 1887.

Muskelreizung ebenso wenig Geltung wie für die direkte; wir müssen vielmehr behaupten, daß, obschon die sichtbaren Folgen der fortgeleiteten Erregung vor allem abhängen von den Schwankungen der Dichte des den Nerven durchfließenden Stromes, dieser doch während seiner ganzen Dauer den Vorgang der Erregung örtlich auslöst, und daß es von anderen Umständen abhängt, ob sich diese Dauererregung am Erfolgsorgane (Muskel) ausprägt oder nicht."

Den Biedermannschen Ansichten werden passend die Versuche von Grützner und seiner Schule angeschlossen, der sehr verschiedene Erregbarkeit verschiedener Nervmuskelpräparate für rasch und langsam veränderliche Ströme fand. Es spielt das Nervmuskelpräparat der Kröte eine besondere Rolle, welches besser auf langsam als auf rasch ansteigende Ströme reagiert. Grützner ließ dasselbe durch Schott[1]) namentlich mit seiner Reizsirene untersuchen. Bei diesem wird der benötigte Induktionsschlag durch einen Eisenzahn gewonnen, der sich zwischen die Pole eines kleinen Elektromagneten einschiebt. Je nach der Gestalt, die man diesem Zahn gibt, kann man den betreffenden Induktionsschlag langsam oder schnell ansteigend machen.

Schott weist auf den Widerspruch der im Nervmuskelpräparat der Kröte gewonnenen Ergebnisse mit dem du Bois-Reymondschen Erregungsgesetz hin. Bürker[2]) hat später die Frage noch einmal behandelt und ebenfalls für die Kröte eine Ausnahme von dem du Bois-Reymondschen Erregungsgesetz statuiert. Plavec (l. c.) tritt auf Grund seiner oben erwähnten Untersuchungen noch einmal ganz besonders für das du Bois-Reymondsche Gesetz ein, nimmt aber zur Erklärung aller Erscheinungen an, daß über einen gewissen Wert hinaus die Dichtigkeitsschwankung wieder einen geringeren Einfluß auf die Differentialerregung habe. Speziell findet er die von Grützner und seinen Schülern mit der Reizsirene am Krötenpräparat gefundenen Tatsachen in Übereinstimmung mit dem von ihm modifizierten du Bois-Reymondschen Gesetz.

Scharfe Opposition gegen das du Bois-Reymondsche Gesetz machte vor allem Hoorweg[3]).

6. Hoorwegs Formel, Kondensatorentladungen.

Nach Hoorweg wäre die elementare Erregung proportional dem Ausdruck: $\alpha i e^{-\beta t}$, wo α und β Konstante sind. Nach dieser Formel ist die Erregung der momentane Erregungsbeitrag während der Stromeinwirkung proportional der augenblicklichen Intensität (Dichte) des einwirkenden Stromes. Andererseits aber findet eine dekrementelle Abnahme dieser Wirkung statt, die durch das Exponentialglied mit dem Faktor β charakterisiert wird.

Hoorweg hat nun gezeigt, daß die Erscheinungen beim Schluß eines konstanten Stromes sehr wohl verträglich sind mit seiner Formel. Vor allen Dingen aber sah er einen Beweis für dieselbe in Versuchen der Nervenreizung mit Kondensatorentladungen.

---

[1]) Pflügers Arch. 48, 354, 1891. — [2]) Bürker, Über die Erzeugung und physiol. Wirkung schnell und langsam verlaufender magnet-elektrischer Ströme. Dissert. Tübingen 1897. — [3]) Pflügers Arch. 52, 87, spez. 104, 1892; 53, 587, 1893; 57, 427, 1894; 71, 128, spez. 149, 1898; 74, 1, 1899; 82, 399, 1900; 83, 89, 1901; 85, 106, 1901; 87, 94, 1901.

Die Kondensatorentladung bietet verschiedene große Vorzüge gegenüber anderen elektrischen Reizarten dar. Die Menge der durch den Nerven durchgeschickten Elektrizität ist leicht zu berechnen, wenn man die Kapazität des Kondensators kennt und das Potential, zu dem er geladen wurde. Kennt man den Widerstand, so ergibt sich überhaupt der ganze Stromverlauf auf die einfachste Weise. Auch ist dann die Energie durch einen einfachen Ausdruck gegeben.

Gelegentliche Reizungen mit Kondensatorentladungen sind schon durch Volta (vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität **1**, 270) angestellt worden. Ritter benutzte die aufeinanderfolgenden Rückstandsentladungen von Leidener Flaschen, um die Intensität des Reizes abzustufen. Eine noch mehr systematische Anwendung findet sich bei Chauveau[1]). Er benutzte als Kondensatoren Metallkugeln, also solche von fast verschwindender Kapazität. Die späteren Autoren bedienten sich der gewöhnlichen Papier- bzw. Glimmerkondensatoren und konnten so auch Zuckungen mit relativ niedrigen Potentialen erzielen.

Unter den Nachfolgern Chauveaus sind zunächst Dubois[2]), Mareš[3]), Tiegel[4]), Wertheim-Salomonson[5]) und namentlich Cybulski und Zanietowski[6]) zu erwähnen. Ungefähr gleichzeitig begann auch Hoorweg seine Untersuchungen über die Reizung mit Kondensatoren. Cybulski und Zanietowski kamen zu den beiden uns hier am meisten interessierenden Schlüssen, daß die Wirkung der Entladung wahrscheinlich von der Energie der Entladung und von der Zeit abhängig sei, in der die Hauptentladung erfolgt. Die kleinste hierbei in Betracht kommende Energie ruft nämlich nur dann eine Zuckung hervor, wenn die Entladung einen gewissen Zeitraum dauert. Diesen letzteren bestimmen die Autoren ungefähr zu 0,001 bis 0,002 Sekunden. Hoorweg kam zu dem Schlusse, daß mit abnehmender Kapazität des Kondensators die für eine Minimalzuckung erforderliche Polstärke P fortwährend schnell steigt, die Quantität Q regelmäßig abnimmt, die Energie E erst sinkt, später aber wieder steigt. Er stellte seine Resultate durch die einfache Gleichung dar[7]):

$$P = aR + \frac{b}{C} \qquad (1)$$

wo P die zur Minimalzuckung erforderliche Polspannung, R der Widerstand des Kreises, C die Kapazität des Kondensators und a und b die Konstanten sind. Dieses empirische Gesetz von Hoorweg hat sich trotz allerlei Anfeindungen insofern bewährt, als es bei nicht zu großen Differenzen der angewandten Kapazität ziemlich gut mit der Erfahrung übereinstimmt[8]). Hoor-

[1]) Utilisation de la tension électroscopique des circuits voltaïques pour obtenir des excitations électrophysioliques. Lyon 1874. — [2]) Dubois, Unters. über die phys. Wirkung d. Kondensatorentladungen. Bern 1888. — [3]) Acad. Bohême des Scienc. à Prague 1893. — [4]) Pflügers Arch. **14**, 330, 1877. — [5]) Wertheim Salomonson, Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde. 28. März 1891, p. 339. — [6]) Pflügers Arch. **56**, 45, 1894. — [7]) Pflügers Arch. **57**, 433, 1894. Man sehe auch Hermann, Ebenda **127**, 202, 1909 (w. d. K.). — [8]) Ciuzet (Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris, p. 36, Lille 1905) beanstandet an der Formel hauptsächlich, daß die Zeit nicht hineingekommen ist, da es unzweifelhaft nur eine gewisse nützliche Zeit der Entladung gibt, und daß die Resultate bezüglich des Minimums der Energie nicht mit der Erfahrung stimmen.

weg leitete dasselbe auch theoretisch aus seiner Grundformel für die erregende Wirkung des Stromes ab und sah also in dieser Formel eine Bestätigung seiner Grundanschauungen über die Nervenerregung.

7. Andere Formeln.

Waller[1]) stellte sich auf einen ähnlichen Standpunkt wie Cybulski und Zanietowski, daß es nämlich bei der Reizung des Nerven vorwiegend auf die Energie ankomme. Er suchte dasjenige Verhältnis von Kapazität C und Spannung P[2]) bei dem gegebenen Widerstand R des Kreises, welches mit dem geringsten Aufwand von Energie eine Minimalzuckung hervorruft. Er dachte sich nun, daß die Geschwindigkeit, mit der das anfängliche Potential in diesem Falle abfällt, einen besonderen Einfluß auf die Reizung haben müsse und nannte dementsprechend den Ausdruck $\frac{a \cdot P}{C \cdot R}$, wo a eine Konstante bezeichnet, die Charakteristik des Nerven (in anderer Weise wie d'Arsonval die charakteristische Reizfunktion benannte).

Zu einer ähnlich einfachen Formel wie die Hoorwegsche gelangte Georg Weiss[3]) bei seinen Untersuchungen, deren experimentelle Ergebnisse im Laboratorium Hermanns durch eine Arbeit von O. Weiss und Gildemeister[4]) bestätigt wurden. G. Weiss benutzte eine Kohlensäureflinte, um dünne Drähte, die in kleinen Abständen sich befanden, zu durchschießen. Lapicque[5]) hat dem Instrument eine vereinfachte Form gegeben. Mit demselben gelingt es leicht, einen Strom von bestimmter Stärke eine beliebig abgemessene Zeit durch einen Nerven hindurch zu senden. Weiss leitet aus seinen Versuchen die einfache Formel ab, daß die zu einer Minimalerregung erforderliche Elektrizitätsmenge $Q = a + b \times t$, d. h. also dieselbe geringe Elektrizitätsmenge a stets den Nerven passieren muß, damit überhaupt eine Erregung zustande kommt und daß zu dieser absolut notwendigen Elektrizitätsmenge noch ein weiterer Zuwachs erforderlich ist, wenn der Durchgang längere Zeit erfordert.

G. Weiss hat gezeigt, daß mit seiner Formel unter gewissen vereinfachten Annahmen auch die von Hoorweg an Kondensatoren gewonnenen Ergebnisse, die er bestätigen konnte, harmonieren. Die Formel von Georg Weiss hat den Vorzug, daß sie von jeder Bezugnahme auf hypothetische Vorgänge bei Hervorrufung der Erregung und auf einen hypothetischen Wert der Erregung selbst vollständig frei ist und ein einfaches nacktes Tatsachengesetz ausspricht.

Gildemeister[6]) hat noch auf weitere Fälle die Formel von Weiss auszudehnen bzw. die Beziehungen festzulegen gesucht, die zwischen dem einwirkenden Strome und der Minimalzuckung gegeben sein müssen. Er

---

[1]) Proc. Roy. Soc. 65, 207, vgl. Keith Lucas, Journ. of Physiol. 34, 372, 1906. — [2]) Waller verwandte andere Buchstaben, was aber für das Prinzip gleichgültig ist. — [3]) Archives italiennes de Biologie 35, 1. — [4]) Pflügers Arch. 101, 53, 1904. — [5]) Lapicque, Physiologenkongreß zu Brüssel (Lapicque verwendete auch einen Fallapparat), Arch. intern. Physiol. 2, 118, 1904. — [6]) Vgl. Gildemeister, Pflügers Arch. 124, 447, 1908, und Festschr. f. L. Hermann, Beitr. z. Physiol. u. Pathol. 1908, S. 53 (w. d. K.).

konstruierte eine neue Größe φ, die mit der Erregung indirekt zusammenhängt, und sagt, daß für diese neue Größe eine Differentialgleichung zweiten Grades maßgebend sei. Doch läßt sich die Beziehung zwischen dieser Größe und der Erregung bzw. der Reizung nicht durch einen geschlossenen Ausdruck darstellen. Zur Versinnbildlichung seiner Formel hat Gildemeister ein mechanisches Modell konstruiert, das eine Analogie mit der Reaktion des Nerven darbietet.

Nach den Untersuchungen von Herr und Frau Lapicque genügt die Weisssche Formel bei Benutzung von Kondensatorentladungen[1]) nicht. Für diese fanden sie eine Annäherung an die Wirklichkeit sowohl für den Froschnerven wie für den Gastrocnemius der Kröte durch Benutzung der Formel

$$VC = \alpha + \beta C - \gamma V.$$

Die Formel hat den offenkundigen Nachteil, daß sie drei Konstante erfordert. Cluzet[2]) hat gegenüber Lapicque die einfachere Weisssche Formel zu stützen gesucht; er leitet aus derselben für Kondensatorentladungen durch passende Annahme durch die in Betracht kommende Zeit t die Formel ab

$$C = \frac{a}{V_0 - bR\left(I + L\frac{V_0}{bR}\right)},$$

und eine Reihe analoger und findet auch diese Formel in Übereinstimmung mit der Erfahrung. Die Zeit t ist für ihn die Dauer der nützlichen Zeit der Entladung.

Die tatsächlichen Angaben von Hoorweg über Kondensatorentladungen hat Hermann[3]) nachgeprüft und findet in einzelnen Fällen Abweichungen bis zu 44 Proz. von der Theorie, aber, wie schon oben hervorgehoben, für kleinere Bereiche der Kapazität doch im ganzen gute Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie.

Hermann leugnet dabei, wie wir schon erwähnten, ein integrales Erregungsgesetz für den Nerven, gibt aber dem Muskel die Fähigkeit der Summierung, setzt also auf diese Weise für die indirekte Muskelreizung das früher bekämpfte Integral wieder ein und denkt sich, daß der Vorgang im Nerven so rein wellenförmig ist (eine, nebenbei bemerkt, bedenkliche Annahme), daß ein Vorgang von der Art der Kondensatorentladungen sich auch in der Übertragung der Erregung von Nerven auf den Muskel wiederfindet. Hermann nahm nun an, es möge auf die im Stadium der latenten Reizung des Muskels übertragene Energiesumme ankommen und untersuchte nun für alle diejenigen Anteile der Kondensatorentladungen, die in diese Zeit fallen, die Beziehungen zwischen der Energie der Entladung (entwickelte Joulesche Wärme) zum Minimalreiz und findet für alle diejenigen Entladungen, die diese Zeit der latenten Muskelreizung (etwa $^2/_{1000}$ Sek.) genügend aus-

---

[1]) Auf eine interessante Kombination zweier Kondensatoren zur Reizung und auf die damit erhaltenen Ergebnisse kann ich hier nur hinweisen. Lapicque, Compt. rend. de la soc. d. biol. **64** (No. 8), 336, 1908; M. et Mme. Lapicque, Ibid. No. 13, p. 589. — [2]) l. c. Man vergleiche im übrigen die Diskussion zwischen Weiss, Cluzet und Lapicque in den Compt. rend. de la soc. d. biol. 1907 u. 1908, auf die ich hier nicht näher eingehen kann. — [3]) Pflügers Arch. **111**, 537, 1906.

füllen, daß es nur auf die in Bewegung gesetzte Energie ankomme. Er erhält auf diese Weise die Formel:

$$q(1 - e^{-\zeta k}) = A,$$

wobei

$$\frac{1}{c} = k, \qquad p^2 c = q,$$

wo c die Kapazität des Kondensators, p die Potentiale, auf die dasselbe geladen ist, ζ und A Konstante bedeuten.

Folgende Tabelle zeigt eine der erstaunlichen[1]) Übereinstimmungen zwischen Theorie und Beobachtung:

Versuch 4[2]).

$\zeta = 0{,}05176$. $A = 1323{,}65$.

k	p ber.	p gef.	absol. A.	Proz.
1	162,1	156,7	+ 5,4	+ 3,4
2	164,1	165,1	— 1,0	— 0,6
5	170,4	169,3	+ 1,1	+ 0,6
10	181,0	185,9	— 4,9	— 2,6
20	202,6	210,3	— 7,7	— 3,7
50	267,5	275,9	— 8,4	— 3,0
100	364,9	367,3	— 2,4	— 0,7
200	514,5	499,1	+ 15,4	+ 3,1

Für so kleine Kapazitäten, in welchen die Hauptentladung kleiner ist als die kritische Zeit für die Reizung, gelang es Hermann zunächst nicht, ein einfaches Gesetz aufzustellen. Sein Schüler Sachs[3]) versuchte, sich dem Problem zu nähern.

Nach Sachs läßt sich die Hoorwegsche[4]) Formel so umformen, daß sie lautet:

$$PC = b + aR.C \quad \text{oder} \quad PC = b + a'C,$$

und daraus würde folgen, daß — wenn man eine Kurve konstruiert, in der die zur minimalen Reizung nötige Elektrizitätsmenge als Ordinaten, die Kapazitäten als Abszissen dargestellt werden — nach der Hoorwegschen Formel eine gerade Strecke erwartet werden müßte. Nach der beistehenden Fig. 141[5]) ist aber die Linie, die Sachs an der Hand eines empirischen Versuches konstruierte, stets gegen die Abszissen konkav. Die Frage ist nur, ob sie auf der Ordinatenachse in einem Punkt B oder im Koordinatenanfang O endet. Sachs ist geneigt, das letztere anzunehmen.

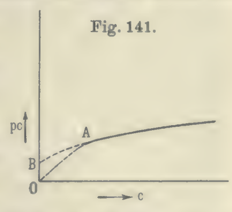


Fig. 141.

Bei den Versuchen von Hermann sind immer noch zwei Konstante erforderlich, um die gute Übereinstimmung zwischen Theorie und Beobachtung

[1]) Vgl. dagegen die Einwände von Hoorweg, Pflügers Arch. **114**, 216, 1906. — [2]) Ebenda **111**, 556. — [3]) Ebenda **113**, 106, 1906. — [4]) Ebenda, S. 108. — [5]) Ebenda, S. 109.

zu erzielen. Dasselbe gilt von neuerlichen Versuchen Lapicques[1]), der die Reizung in Analogie bringt mit der Ladung eines Kondensators mit Nebenschluß. Derselbe ist hier der Nernstschen Anschauung sehr nahe gekommen. Übrigens sind das zahlreiche ältere Physiologen, die in einer Polarisation den Beginn der Reizung gesehen haben[2]). Ganz neuerdings ist es Nernst gelungen, bei den Kondensatorladungen mit einer Konstanten auszukommen. Doch müssen wir, ehe wir näher auf die Nernstsche Vorstellung eingehen, noch die Wirkungen periodischer Reizung betrachten

8. Reizung mit Wechselströmen.

Schon oben sind die Versuche von Harless und Fick erwähnt, nach welchen ein sehr häufig unterbrochener Strom Nerven nicht zu reizen vermag. Zu ähnlichen Resultaten kamen Wittich[3]), Grünhagen[4]) und namentlich Engelmann[5]), der allerdings an den Angaben seiner Vorgänger manches auszusetzen hatte, während Heidenhain[6]) selbst bei 6000 maliger Unterbrechung in der Sekunde bei hinreichender Stromstärke noch Tetanus eintreten sah.

Bernstein[7]) hat mit Hilfe des von ihm konstruierten akustischen Unterbrechers die Frage wieder aufgenommen. Er hat eine Anfangszuckung erhalten, d. h. der häufig unterbrochene Strom wirkte genau so wie eine einmalige Schließung und eventuell wie eine einmalige Öffnung. Die Angaben von Bernstein sind erheblich bestritten worden, namentlich von Kronecker und Stirling[8]), die das Kroneckersche Toninduktorium stets wirksam fanden; indessen dürfte dieses Toninduktorium kein besonders geeigneter Apparat sein, um wirklich gleichmäßige Wechselströme zu erzeugen[9]). Auch hat später v. Kries[10]), dem wir die erste Untersuchung der Erregbarkeit mit möglichst reinen Wechselströmen verdanken, die Anfangszuckung Bernsteins unter bestimmten Umständen wieder gefunden. Nach Wertheim-Salomonson[11]) ist die Anfangs- und Endzuckung bei Anwendung von frequenten Wechselströmen rein physikalisch zu erklären.

Im übrigen ist das Hauptergebnis der erwähnten von Kriesschen Abhandlung, daß bei einer bestimmten Stärke eine optimale Frequenz der Stromoscillationen existiert, wobei für verschiedene Temperaturen recht verschiedene Optimumfrequenzen existieren, und daß andererseits für jede Stromintensität sich eine Frequenz angeben läßt, welche nur überschritten zu werden braucht, um den Reizeffekt verschwinden zu machen, mit anderen Worten: v. Kries fand keine obere Grenze für die Reizbarkeit durch Wechselströme in der Frequenz, wenn die Ströme selbst hinreichend intensiv waren.

Den von Kriesschen Resultaten ähnlich waren die Ergebnisse, die d'Arsonval erzielte, als er ebenfalls mit einer besonderen Wechselstrom-

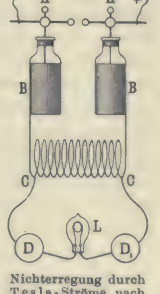
---

[1]) Vgl. Lapicque, Journ. de Physiol. et Pathol. 9, 565 u. 620, 1907; Compt. rend. de la soc. de biol. 62, 615 u. 63, 37, 1907. — [2]) Vgl. Hermann, Pflügers Arch. 7, 364, 1873. — [3]) Ebenda 2, 348, 1869. — [4]) Ebenda 6, 157, 1872. — [5]) Ebenda 4, 3, 1871. — [6]) Heidenhain, Studien d. physiol. Inst. Breslau, Heft 1, S. 64. Leipzig 1861. — [7]) Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem. Heidelberg 1871. — [8]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878, S. 394. — [9]) Vgl. Roth, Pflügers Arch. 42, 94, 1888. — [10]) Verhandl. d. Naturforscherversammlung zu Freiburg 8, 170. — [11]) Pflügers Arch. 103, 124, 1904.

maschine, die die verschiedensten Frequenzen erlaubte, den Nerven reizte. Er sprach, wenn auch in anderer Weise wie früher und auch in anderer Weise wie Waller, von einer Charakteristik des Nerven und versteht darunter jetzt diejenige Frequenz, welche bei den schwächsten Strömen starke Zuckungen bzw. dauernden Tetanus hervorruft, indem er sich denkt, daß der Nerv gewissermaßen den Eigenton besitzt, auf den er am besten reagiert. Sehr hohe Frequenzen (über 10000) reizen nach d'Arsonval[1]), der seine Versuche gleichzeitig mit Tesla anstellte, den menschlichen Körper überhaupt nicht; kann man doch den ganzen menschlichen Körper, scheinbar wenigstens, bei einem Wechselstrom hoher Frequenz als Zwischenleiter benutzen, in dem gleichzeitig Glüh- und Bogenlampen leuchten, ohne daß der der Leitung dienende Körper die geringste Zuckung ausführt oder das Versuchsindividuum das geringste bemerkt.

Ich teile das Schema eines solchen Versuches nach d'Arsonval mit, wobei bemerkt werden muß, daß es auch noch auf manche andere Art möglich ist, ähnliche Effekte zu erzielen. Die Ströme einer Influenzmaschine oder eines „Ruhmkorff" werden mit den inneren Belegungen A und A, zweier „Leidener" Flaschen und einer Funkenstrecke, verbunden. Die äußeren Belegungen B und B selbst sind durch Solenoid C geschlossen, welches aus etwa 20 Windungen dicken Kupferdrahtes besteht. An den Enden des Solenoids greifen mittels Handhaben zwei Personen D und D_1 an, die ihrerseits ebenfalls mittels Handhaben eine gewöhnliche Glühlampe halten. Die Glühlampe leuchtet hell auf beim Spielen des Ruhmkorff, ohne daß die Personen, die die leitenden Vermittler spielen, das geringste spüren. Höchstens macht sich an den Aus- und Eintrittsstellen des Stromes ein gewisses Wärmegefühl geltend.

Fig. 142.



Nichterregung durch Tesla-Ströme nach d'Arsonval.

Wie durch Versuche von Wertheim-Salomonson[2]) sehr wahrscheinlich geworden ist, findet in diesem Falle die Leitung des Stromes nicht ausschließlich durch den Körper der Versuchsperson hindurch statt, sondern ein Leiter von so ausgedehnter Gestalt wie der menschliche Körper hat eine erhebliche Kapazität, d. h. er wirkt wie ein einfacherer Flüssigkeitswiderstand von kleineren Dimensionen, dessen beide Enden mit einem Kondensator verbunden sind[3]). Eine solche Kombination — Kondensator mit Nebenschluß — kann nun Wechselströme weiterleiten, ohne daß die Stromstärke im Nebenschluß den vollen Wert annimmt, da der Kondensator dem Wechselstrom gegenüber als Leiter aufzufassen ist. Indessen ist die Erniedrigung der Stromstärke durch die Kapazitätswirkung des menschlichen Körpers doch nicht hinreichend groß, um damit den Mangel einer Reizwirkung genügend verständlich zu machen. Man hat eine Zeitlang geglaubt, die Ströme dringen aus ähnlichem Grunde nicht in den menschlichen Körper ein, aus dem auch das Innere eines Drahtes

[1]) A. d'Arsonval, Courants alternatifs à grande fréquence, Arch. de Physiol. 5 (5), 401—408, 1893. — [2]) Pflügers Arch. 85, 505, 1901. — [3]) Die schlecht leitende Epidermis könnte übrigens auch die Rolle des Dielektrikums eines Kondensators spielen.

bei der Weiterleitung vom Wechselstrom von Stromschleifen relativ frei ist und nur eine geringe Elektrizitätsbewegung zeigt. Der Strom verteilt sich nämlich hier mehr an die Oberfläche hin und verläuft bei der Weiterleitung von Herzschen Wellen nahezu vollständig an der Grenzschichte zwischen Luft und Metall. Diese Erscheinung beruht darauf, daß die einzelnen Stromfäden aufeinander induzierend wirken, und diese Induktionswirkung hebt die sonst im Innern des Drahtes vorhandenen Ströme vollständig auf, wie aus der Theorie folgt, aber hier nicht näher entwickelt werden kann.

Bei dem eben geschilderten Experimente handelt es sich aber noch keineswegs um Wechsel von solcher Größenordnung, worauf Einthoven aufmerksam gemacht hat. Diese Ströme könnten also den menschlichen Körper sehr wohl als solche passieren. Aber auch wenn man annimmt, daß die Wechselströme im wesentlichen sich dem Widerstande entsprechend über das Innere des Körpers verbreiten, sind die obigen Ergebnisse nach den Einthovenschen Versuchen insofern nicht überraschend, als die Stromdichte bei dem eben geschilderten Tesla-d'Arsonval-Experimente niemals die zur Nervenerregung nötige Stärke erreicht. Einthoven[1]) ermittelte nämlich, daß die zur Nervenreizung erforderliche Stromstärke beim Froschischiadicus 10 Milliampere ist, bei einer Wechselzahl von etwa 1 Million. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese relative Unwirksamkeit der Ströme damit zusammenhängt, daß der polarisatorische, konzentrationsändernde (vgl. unten die Theorie von Nernst) usw. Effekt des einen Stoßes sehr rasch kompensiert wird durch den analogen Effekt des umgekehrten Stoßes und daß auf diese Weise die Differenzwirkung sich nur bei sehr hohen Stromstärken geltend machen kann. Übrigens habe ich einmal vermutungsweise geäußert, daß bei einer gewissen Anhomogenität des Nerven der tatsächlich beobachtete Effekt der hoch frequenten Wellen thermischen Ursprungs sein könnte, indem gewisse dünne Schichten im Nerven eine zur Reizung merkliche Erwärmung erleiden können.

Die folgenden Figuren geben das Schema der Einthovenschen[2]) Versuche: „Die Knöpfe $K_1 K_2$ (Fig. 143) der sekundären Wickelung eines Ruhmkorff-Induktors R werden mit einem Funkenmikrometer $v_1 v_2$ verbunden. Jede der Kugeln des Mikrometers steht wieder in leitender Verbindung mit der inneren Belegung einer Batterie von Leidener Flaschen, v_1 mit L_1 und L_2, v_2 mit L_3 und L_4, während sich zwischen den äußeren Belegungen der Batterien ein Leiter befindet, der über seine größte Länge in der Form eines Ringes C gebogen ist.

Um das Nervenmuskelpräparat SZ zu reizen, wird es mittels der Elektroden E_1 und E_2 mit dem Ringe in Kontakt gebracht. Die periphere Elektrode E_2 hat eine Erdableitung A_1, während noch eine zweite Erdableitung vom Ringe C bei A_2 angebracht ist.

Die Elektrode E_1 wird mit einem willkürlichen Punkte P des Ringes verbunden, und zwar mittels eines so gebogenen Leitungsdrahtes, daß in diesen letzteren durch die Elektrizitätsbewegung in C keine Ströme induziert werden. In Fig. 143 ist der erwähnte Leitungsdraht schematisch als eine gestrichelte Linie PME_1 hineingezeichnet. In Wirklichkeit besteht der Draht jedoch aus mehreren in verschiedenen Richtungen ausgespannten geraden Stücken. Während diese beschwerlich in Fig. 143 wiedergegeben werden können, wird ihre Richtung leicht verdeutlicht, wenn

---

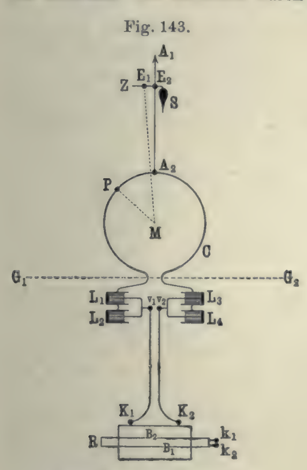
[1]) In weniger einwandfreier Weise kam vorher Radzikowski zu ähnlichen Ergebnissen. C. Radzikowski, Institut Solvay 3, 1, 1899. — [2]) Einthoven, Über Nervenreizung durch frequente Wechselströme, Pflügers Arch. 82, 103 bis 105, 1900.

man sich auf dem kreisförmigen Leiter C einen Zylinder aufgebaut denkt. Dieser imaginäre Zylinder ist mit dünnen ausgezogenen Linien in Fig. 144 gezeichnet. Die vordere Hälfte des Ringes C ist mit einer dicken ausgezogenen Linie angegeben; die hintere Hälfte dahingegen punktiert, gleichsam verborgen hinter dem Mantel des imaginären Zylinders.

Der Leitungsdraht, der P mit E_1 verbindet, verläuft erst am Mantel des Zylinders entlang senkrecht aufwärts, bis P_1, dann wagerecht zu einem in der Achse des imaginären Zylinders gelegenen Punkte P_2. Bis zu P_3 bleibt der Draht in der Zylinderachse, um sich weiter erst wagerecht nach P_4 und sodann senkrecht nach E_1 zu richten. Das Stück $P_2 P_3$ ist teilweise durch ein Rohr umgeben und punktiert gezeichnet.

Alle Teile des so gebogenen Leitungsdrahtes $P P_1 P_2 P_3 P_4 E_1$ sind außerhalb des Einflusses von Induktion durch Wechselströme im kreisförmigen Leiter C. Für die senkrechten Teile des erwähnten Leitungsdrahtes ist dies ohne weitere Erklärung deutlich, weil der Ring C in einer wagerechten Fläche liegt, während die wagerechten Teile des Drahtes nach Punkten gerichtet sind, die sich senkrecht über dem Mittelpunkte M befinden.

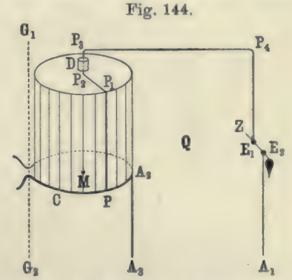
Fig. 143.



Anordnung von Einthoven.

Wenn P verschoben wird, fährt der Leitungsdraht fort, den erwähnten Bedingungen zu genügen.

Fig. 144.



Detail zur Versuchsanordnung Einthovens.

Das Stück $P_1 P_2$ läuft an einer hölzernen Latte entlang, die so an das Rohr D befestigt ist, daß man sie um die Rohrachse drehen kann; die Rohrachse fällt mit der Achse des imaginären Zylinders zusammen. Auf diese Weise ist man in den Stand gesetzt, dafür zu sorgen, daß P_1 immer allen Bewegungen von P folgt, so daß $P P_1$ stets senkrecht bleibt. Im Rohre D erfährt der Draht bei der Verschiebung des Punktes P eine geringe Torsion, die ihm aber nicht schadet."

Bei der Diskussion seiner Ergebnisse findet Einthoven, daß keine der vorhandenen Theorien, auch nicht die von Nernst, seine Ergebnisse befriedigend erklärt. Doch macht Nernst mit Recht darauf aufmerksam, daß der Stromverlauf in diesen Versuchen doch nicht so einfach ist, als ihn Einthoven angenommen hat, und Ähnliches gilt auch von den Versuchen von Wertheim-Salomonson, der nach dem Vorgang von Nernst und Baratt [1]) die singende Bogenlampe zur Erzeugung von hohen Wechselströmen benutzte.

[1]) Nernst u. Baratt, Zeitschr. f. Elektrochem. 1904, S. 664, Nr. 35; vgl. Nernst, Gött. Nachr., Math.-Phys. Kl., Heft 1, S. 104, 1899; siehe auch Reiss, Pflügers Arch. 117, 578, 1907.

9. Theorie von Nernst.

Als Nernst sich einer Hochfrequenzmaschine bediente und zusammen mit Zeyneck[1]) und Baratt sowohl für Empfindungsnerven wie für Bewegungsnerven die minimale Reizstärke feststellte, findet er ein überaus einfaches Gesetz. Er findet nämlich, daß die zur Erregung nötige minimale Stromstärke einfach proportional der Quadratwurzel aus der Wechselzahl ansteigt. Bezeichnet man die Stromstärke mit i, die Wechselzahl mit m, so erhält man also für Minimalreize

$$Konst = \frac{i}{\sqrt{m}}.$$

Wie die folgende Tabelle[2]) ergibt, ist die Übereinstimmung zwischen Theorie und Beobachtung sehr befriedigend, wobei, was namentlich mit Rücksicht auf einen Einwand von Wertheim-Salomonson zu betonen ist, nur eine einzige Konstante genügt und damit eine einzige Beobachtung, um die bei allen anderen Beobachtungen derselben Reihe erforderlichen Stromstärken in erster Annäherung zu berechnen.

m	i beob.	i ber.	Differenz Proz.	$i/\sqrt{m}\,.\,10^3$
105	0,81	0,78	— 4,2	78
136	0,88	0,92	+ 4,6	75
785	2,16	2,21	+ 2,3	77
960	2,41	2,47	+ 2,9	77
2230	3,85	3,73	— 3,1	81

$$i = 0{,}079\,\sqrt{m}.$$

Wenn wir den Nernstschen Standpunkt genau verstehen wollen, so müssen wir uns klar machen, wieso an der Grenze verschiedener Lösungsmittel eine Konzentrationsänderung durch den Strom stattfindet. Es sei eine vertikale Grenzfläche zweier Lösungsmittel, und die Stromlinien bewegen sich senkrecht durch diese Fläche hindurch von links nach rechts. In dem Moment, in welchem der Strom zu fließen beginnt, sei die Konzentration überall die gleiche[3]). Wir wollen zur Vereinfachung annehmen, es sei der Verteilungskoeffizient des Elektrolyten und seiner Ionen für beide Lösungsmittel = 1; es sei ferner der betreffende Elektrolyt ein binärer einwertiger mit dem Anion A und dem Kation K; er sei vollständig dissoziiert und es seien nur die Wanderungsgeschwindigkeiten der beiden Lösungen verschieden. Sie seien in der links von der Trennungsfläche gedachten wässerigen Lösung für beide Elektrolyte gleich groß, so wie es etwa beim Chlorkalium der Fall ist; für das Lösungsmittel rechts von der Trennungsfläche sei aber die Wanderungsgeschwindigkeit für das Anion doppelt so groß wie diejenige des Kation, dann werden in der wässerigen Lösung ebensoviele Kationen zu der Grenzfläche hintransportiert, als Anionen wegtransportiert werden. Im Lösungsmittel ist es anders; hier kommen mehr Anionen an als weggehen, weil die Anionen die größere Wanderungsgeschwindigkeit haben und daher der größte Teil des Elektrolyttransportes durch Anionenverschiebung stattfindet. Wir bekommen also einen Überschuß von Anionen in der Grenz-

---

[1]) Gött. Nachr., Math.-Phys. Kl., Heft 1, S. 94, 1899; vgl. Eucken, Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. **26**, 524, 1908 (w. d. K.); Derselbe, Pflügers Arch. **123**, 454, 1908. — [2]) Pflügers Arch. **122**, 293, 1908. — [3]) Es handelt sich für mich hierbei darum, gleichzeitig einen einfachen Fall für die Polarisation an der semipermeablen Membran zu konstruieren; vgl. Kap. IX, B.

membran, aber auch von Kationen, da die Kationen im Lösungsmittel entsprechend weniger von ihr weg wandern, und zwar ebensoviele Kationen mehr als Anionen. Das Resultat ist, daß bei unseren Annahmen die Konzentration des Elektrolyten in der unmittelbaren Nähe der Grenzfläche steigen muß. Wäre die Wanderungsgeschwindigkeit der Anionen die kleinere im Lösungsmittel und die Stromrichtung dieselbe, so würde eine entsprechende Verarmung der zweiten Substanz in der Trennungsfläche auftreten müssen. Wir haben also je nach den Eigenschaften der beiden verschiedenen Lösungsmittel der „diphasischen" Kombination und des darin gelösten Elektrolyten und je nach der Richtung des Stromes in diesem einfachen Falle eine Konzentrationsvermehrung bzw. Konzentrationsverminderung an der unmittelbaren Grenzfläche gegeben. Von dieser Grenzfläche aus verbreitet sich durch Diffusion der Elektrolyt bei einer Konzentrationsvermehrung nach beiden Richtungen hin in das Lösungsmittel hinein; bei einer Konzentrationsverminderung wird er durch Diffusion aus den beiden Lösungsmitteln heraus ersetzt. Der Vorgang ist auch ohne Gleichung übersichtlich klar, wenn man ihn vergleicht mit den Vorgängen bei der Erwärmung. Man denke sich die obige Grenzfläche als die Fläche zweier die Wärme leitender Medien, und es werde in der Grenzfläche selbst Wärme zu- oder abgeführt. Man denke sich z. B., es seien gleichmäßig in dieser Grenzfläche entweder die paaren oder die unpaaren Lötstellen einer Thermosäule verteilt, während die anderen Lötstellen irgendwie auf konstanter Temperatur gehalten werden. Die Lötstellen selbst und die notwendigerweise zu denkenden Drahtverbindungen sollen die Leitung nicht stören; auch soll es erlaubt sein, von der Jouleschen Wärme abzusehen. Dann haben wir eine vollständige Analogie mit dem, was in der Grenzschicht zweier Lösungsmittel zu erwarten ist. Wir können dann der Grenzschicht, man denke an das Peltiersche Phänomen, auf elektrischem Wege Wärmemengen zuführen und entziehen, und zwar hängt die Wärmemenge, die dieser Grenzschicht zugeführt oder ihr entzogen wird, nur ab von der Größe und der Richtung des Stromes, den wir von außen durch unsere hypothetische Thermosäule hindurchleiten. Proportional mit dem durchgehenden Strom steigt diese Menge an. Es ist klar, daß ein einziger kurzer Stromstoß in der Nähe der Grenzschicht die Höchsttemperatur erzeugen muß, jedenfalls eine viel höhere, als wenn dieselbe Elektrizitätsmenge in längerer Zeit transportiert wird, denn die der Grenzschicht zugeführte Wärmemenge hat dann mehr Zeit, sich in der Umgebung auszubreiten und die Temperaturen sind niedriger als im ersteren Falle. Die Berechnung dieser Temperaturen ist nun bei der Annahme von nur einer Grenzfläche besonders einfach für einen Wechselstrom und ergibt, daß, um dieselbe konstante Temperatur zu erreichen, die Stromstärke mit der Quadratwurzel der Wechselzahl anwachsen muß, und ganz dasselbe gilt für den Fall der Lösungsmittel für die Erreichung einer bestimmten Konzentration, und dies ist es, was sich in dem angegebenen Beispiel von Nernst so schön zeigt. Der Fall einer einfachen Trennungsfläche sonst homogener Lösungsmittel ist in der Zelle kaum gegeben. Die in den Zellen vorkommenden Protoplasmahäute sind meistens dünn und haben vielleicht den Charakter vielphasischer Membranen. Trotzdem läßt sich zeigen, daß das eben ausgesprochene Gesetz auch dann in erster Annäherung erfüllt sein muß. Ich hebe hier nur hervor, daß auch für kurz dauernde Stromstöße die aus dem einfachen Fall zweier Grenzflächen abgeleiteten gesetzlichen Beziehungen schon eine genügend genaue Übereinstimmung zwischen Theorie und Beobachtung zeigen, also bei Experimenten, die denen entsprechen, die Weiss, Hoorweg, Lapicque usw. angestellt haben.

Man kann also sagen, daß durch die Nernstsche Auffassung eine Theorie des elektrischen Momentanreizes geschaffen wurde von wunderbarer mathematischer Exaktheit und von einer so großen inneren Wahrscheinlichkeit, wie man es auf diesem Gebiete vor wenigen Jahren noch nicht erträumt hätte. Es darf jetzt als höchstwahrscheinlich gelten, daß die Erregung stets durch eine rein physikalisch begreifbare Konzentrationsänderung eingeleitet wird, soweit Stromstöße und Schließung des konstanten Stromes in Frage kommen. Bezüglich der Erregung bei Öffnung eines Stromes vgl. man Kap. XIV, G.

Unter den Bestätigungen der Nernstschen Theorie heben wir noch die folgende hervor: Zunächst zeigte Nernst, daß auch die älteren Versuche von von Kries[1]) das Quadratwurzelgesetz befolgen. So ergibt sich für die Temperatur von 4° die folgende Tabelle[2]):

m	i beob.	i ber.	$i/\sqrt{m}$
100	38	32	3,8
300	56	55	3,2
600	77	81	3,1
1000	102	101	3,2

Für Stromstöße ergibt sich als Beispiel die folgende Tabelle, der die Versuche von Lapicque[3]) zugrunde liegen:

$t = 12^{0}.5.$

$t.10^3$	i beob.	i ber.	$i\sqrt{t.10^3}$
0,33	175	165	101
0,66	115	116	93
1,00	91	95	91
1,5	76	77	93
2,00	68	67	97
2,5	64	60	101
3,00	61	55	106

$$i = \frac{95}{\sqrt{t}}.$$

Auf Veranlassung von Nernst berechnete Eucken[4]) die Konzentrationsänderung bei Kondensatorentladungen und er fand, daß das Produkt aus Spannung und Wurzel der Kapazität konstant sein muß, wie sich aus folgender Tabelle[5]) ergibt, der Versuche von Hoorweg zugrunde gelegt sind:

$C(10^{-8}F)$	V beob.	V ber.	$V\sqrt{C}$
20	9,0	9,0	40,0
8	12,5	14,2	35,0
5	16,0	18,0	36,0
2	30,0	28,5	42,5
1,5	36,0	33,0	44,0
1	44,0	40,2	44,0

$$V = \frac{40,2}{\sqrt{C}}.$$

Die Anwendung der einfachen Nernstschen Theorie verlangt, daß für kurze Stromstöße und für kurze Kondensatorentladungen (vgl. Eucken[6]) die

[1]) v. Kries, Verhandl. d. naturforsch. Ges. zu Freiburg **8**, 170. — [2]) Pflügers Arch. **122**, 289, 1908. — [3]) Journ. de Physiol. et Pathol. **9**. Juli 1907. — [4]) Sitz.-Ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1908, S. 524. — [5]) Zeitschr. f. Elektrochem. **14**, Nr. 35, S. 547, 1908. — [6]) Pflügers Arch. **123**, 454, 1908.

Energie der Kondensatorentladungen des Stromstoßes konstant bleibt. Tatsächlich hat aber die Energie nach den Versuchen der meisten Autoren ein Minimum und es ist näher zu untersuchen, woher diese Abweichungen von der Theorie ihre Begründung haben. Daß, wenn einmal Erregung eingetreten ist, die im weiteren Verlauf der Kondensatorentladung oder des Stromstoßes aufgewendete Energie einen Luxus darstellt, ist klar, und es ist daher schon aus diesem Grunde nicht wunderbar, warum bei sehr langsamen Kondensatorentladungen die Energie wächst. Außerdem macht sich bei den langsamen Kondensatorentladungen bereits die Wirkung des Einschleichens geltend, über die gleich noch mehreres zu sagen ist. Warum steigt die Energie auch wieder an, wenn die Kapazität der Kondensatoren zu klein und allgemein die Stromstöße sehr kurz werden? Das kann einen physiologischen Grund haben; indem eine sehr rasch sich entwickelnde Konzentrationsänderung doch etwas anders wirkt als eine langsamere; auch können die oben erwähnten komplizierten Verhältnisse des Protoplasmas sehr wohl bedingen, daß die rasch entwickelte Konzentrationsänderung nicht lange genug bestehen bleibt. Möglicherweise aber ist nach Eucken der Grund dafür in einer rein physikalischen Deformation der Stromstöße zu sehen, indem hier berechneter und tatsächlicher Verlauf merklich voneinander abweichen [1]). Die Ursache dieser Abweichung ist noch nicht genügend geklärt. Keinesfalls kann sie in der Selbstinduktion der Kreise liegen. Es fragt sich nun, wie stellt sich die Nernstsche Theorie zu der Erklärung des Einschleichens. Nernst sagt:

„Vielleicht liegt die Annahme nahe, daß durch einen chemischen Umsatz, etwa in der Protoplasmahaut, welcher durch die Änderung der Konzentration an der Grenzfläche ausgelöst wird, eine Art von Akkommodation erfolgt. Im Sinne obiger Auffassung würde diese Erscheinung also nach den Gesetzen der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit sich abspielen, und es würde die betreffende Reaktion also derartig verlaufen, daß die Reizschwelle bzw. die derselben entsprechende Konzentrationsänderung erhöht wird. Diese Auffassung würde es erklären, daß bei sehr rasch sich vollziehenden Konzentrationsänderungen keine Akkommodation stattfindet, weil die betreffende Reaktionsgeschwindigkeit nicht groß genug ist, daß aber bei langsam ansteigenden Konzentrationen eine Akkommodation in weitem Maße erfolgen kann."

Nernst versucht, diesem Gedanken auch durch eine Formel für die Schwellenkonzentration Ausdruck zu geben:

$$c - c_0 > A\left[1 + B\int_0^t (c - c_0)\,dt\right].$$

Heben wir noch einmal den Hauptgedanken der Nernstschen Vorstellung hervor, so wird der Vorgang der Erregung eingeleitet durch Erzeugung einer bestimmten Konzentrationsänderung unmittelbar an der Grenzfläche zweier Lösungsmittel, wenn diese Etablierung eine gewisse mittlere, aber immerhin kleine Zeit dauert. Nimmt der Vorgang längere Zeit in Anspruch, so steigt diese notwendige Konzentrationsänderung, schließlich tritt dieser Reizeffekt überhaupt nicht mehr ein im Akkommodationsgebiet (beim Einschleichen im Sinne der

---

[1]) Vgl. Lapicque, Journ. de Physiol. et Pathol. 1903, p. 1003; Pflügers Arch. 122, 280, 1908.

älteren Vorstellungen). Auch ist möglicherweise die erforderliche Konzentrationsänderung bei sehr kurzen Stromstößen größer, namentlich dann, wenn im Wechselstrom diese nur einen kleinen Moment bestehen bleibt, wie z. B. in den Einthovenschen Experimenten. Ich hebe nochmals hervor: Nach der Nernstschen Theorie ist ein gewisser höchster Wert der Konzentrationsänderung dasjenige Moment, das nun auch weiterhin auf dem Wege der Beeinflussung der Reaktionsgeschwindigkeiten, worunter man auch Änderungen der Plasmahautkolloide verstehen kann, die eigentliche Erregung erst hervorruft. Es ist schwer, dem von Nernst beigebrachten bzw. richtig interpretierten Tatsachenmaterial gegenüber sich gegen diese Schlußfolgerung zu sträuben. Trotzdem ist dies von Hoorweg [1]) geschehen, der jetzt versucht, in seiner Erregungsformel die Änderung der Konzentration mit der Zeit an Stelle des Stromes einzuführen. Der Leser sei auf die Originalabhandlung verwiesen.

B. Einfluß der Temperatur auf die elektrische Erregbarkeit.

Die älteren Forscher waren der Meinung, daß Erhöhung der Temperatur unter allen Umständen die Nerven erregbarer macht. Wenn man als Maß der Erregbarkeit dabei die Reizschwelle für Öffnungsinduktionsschläge betrachtet, so ist unzweifelhaft diese Beobachtung richtig. Aus den schon erwähnten Versuchen von Rosenthal und Afanassieff folgt dies ohne weiteres. Die letzteren Autoren haben nämlich dafür gesorgt, daß in dem sekundären Kreise ein hinreichend großer Widerstand eingeschaltet war, so daß etwaige Änderungen des elektrischen Leitungsvermögens des Nerven hier nicht ein fehlerhaftes Resultat vortäuschen können. Daß das letztere möglich ist, darauf haben namentlich Gotch und Macdonald aufmerksam gemacht und behauptet, daß die Versuche namentlich von Hirschberg [2]), Efron [3]), Howell [4]) und anderen dadurch gestört wurden. Aber es gilt die Erregbarkeit erhöhende Wirkung der Temperatur nicht für jede Art der elektrischen Reizung, oder für jede Art von Reizung überhaupt, sondern nur für sehr kurz verlaufende elektrische Ströme, es gilt diese Erregbarkeitserhöhung also sowohl für Induktionsströme wie für Reizung mit Kondensatorentladungen sehr kleiner Kapazitäten, konstante Stromstöße sehr kleiner Dauer und für sinusoidale Ströme hoher Frequenz. Ganz anders ist es beim einfachen Schließen eines galvanischen Stromes, bei Verwendung von Kondensatorentladungen großer Kapazität und von langsameren sinusoidalen Wechselströmen.

---

[1]) Pflügers Arch. **124**, 511, 1908. Auch Hermann hat eine Reihe von Einwänden beigebracht [Pflügers Arch. **127**, 172, 1909 (w. d. K.)], auf die ich aber hier nicht näher mehr eingehen kann. Soweit es sich dabei um Hinweise auf die ungenügend befriedigende Erklärung der „Akkommodation" handelt und die Nichtberücksichtigung des polaren Erregungsgesetzes, erscheinen auch mir die Einwände nicht unberechtigt, vgl. Kap. XIV, F. Von weiteren Abhandlungen (w. d. K.), die zur Nernstschen Theorie Stellung nehmen, sehe man noch: Cluzet, Journ. de Physiol. et Pathol. gén. **10**, 392, 1908; Derselbe, Compt. rend. **64**, 41, 1908; Lapicque, Compt. rend. **64** (1), 6, 1908; Derselbe, Journ. de Physiol. **10** (4), 601, 623; Keith Lucas, Journ. of Physiol. Proc. **37**, 30, 1908; Nernst im Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektrizität, herausgegeben von Boruttau usw., **1**, 226 f., Leipzig 1909. — [2]) Pflügers Arch. **39**, 75, 1886. — [3]) Ebenda **36**, 488, 1885. — [4]) Journ. of Physiol. **16**, 298, 1894.

Auf den Einfluß der Kapazität bei Kondensatorentladungen bei den Ergebnissen von Gotch und Macdonald[1]) hat Waller[2]) aufmerksam gemacht, indem er gleichzeitig den Einfluß der Temperatur auf seine als Charakteristik des Nerven bezeichnete Größe untersuchte. Den weiteren Versuch, die hier herrschenden Beziehungen zahlenmäßig festzulegen, haben namentlich Herr und Frau Lapicque[3]) unternommen, indem sie für verschiedene Temperaturen die Konstanten ihrer Erregungsgleichung bestimmten. Bei Zugrundelegung der Formel von Weiss, $Q = a + bt$, ergibt sich, daß der Reizungseffekt einer gegebenen Elektrizitätsmenge an sich größer wird, d. h. a wird kleiner, umgekehrt wächst b mit der Temperatur. Der der Reizung widerstehende Prozeß ist ebenfalls vergrößert. Daß dieser letztere Vorgang durch die Temperaturerhöhung wirksamer wird, das hat auch Nernst[4]) gefunden. Bei der Berechnung der von Kriesschen älteren Versuche von dem neueren Gesichtspunkte aus, hat, wie früher schon mitgeteilt (vgl. Tabelle auf S. 852), Nernst bereits konstatiert, daß auch jene älteren Versuche im allgemeinen gut in seine Theorien passen, aber er hat gesehen, daß bei dem Schwingungszahlenbereich, dessen von Kries sich bediente, bei höherer Temperatur namentlich die langsamen Schwingungen aus der Reihe fallen. Nernst entwickelt nun die Hypothese, daß hier das Akkommodationsgebiet, also dasjenige Gebiet, bei welchem Einschleichungserscheinungen sich bemerkbar machen, mit der Temperatur wächst, mit der Temperatur ausgedehnter wird. Das wäre also nach Herrn und Frau Lapicque so zu ergänzen, daß auch die Erregbarkeit durch Konzentrationsänderung wächst, aber beide in verschiedener Weise, wodurch dann je nach Umständen und je nach der Dauer der Stromstöße bei erhöhter Temperatur geringere oder größere Erregbarkeit resultiert.

C. Über die verschiedene Erregbarkeit verschiedener Nerven durch elektrische Reize.

Wie sich ein und derselbe Nerv an verschiedenen Stellen verschiedenen Reizen gegenüber verhält, wird uns später noch beschäftigen, da bei dieser Frage die Erregbarkeitsänderung durch den Strom bzw. durch die Nähe eines Querschnittes in Frage kommt (vgl. Kap. XIII, H). Aber auch verschiedene Nerven nicht nur verschiedener Tiere, sondern auch desselben Tieres sind sehr verschieden erregbar und man hat dies benutzt, um gegen die Lehre von der sogenannten Identität der Nervenfasern[5]) Stellung zu nehmen. Daß diese Lehre insofern keine Berechtigung hat, als schon aus rein anatomischen Gründen ein markloser Nerv nicht mit einem markhaltigen identifiziert werden kann, braucht weiter nicht diskutiert zu werden, zumal gerade diese beiden Klassen von Nerven sich auch in rein physiologischer Beziehung erheblich unterscheiden. In diesem Sinne muß die Lehre von der Identität der Nervenfasern längst als abgetan gelten. Auch aus den Untersuchungen über Regeneration und Verheilung durchschnittener Nerven, speziell aus den-

---

[1]) Journ. of Physiol. **20**, 247, 1896. — [2]) Ebenda **24**; Proc. Physiol. Soc. 1899, I. — [3]) Compt. rend. d. l. soc. de Biol. **62**, 39. — [4]) Nernst, l. c. Vgl. Derselbe, Boruttaus Handb. d. ges. med. Anwendungen d. Elektrizität **1**, 230. Leipzig 1909 (w. d. K.) — [5]) Vgl. Engelmann, Pflügers Arch. **65**, 536 ff., 1897.

jenigen Langleys [1]) über die Möglichkeit oder Unmöglichkeit der Verheilung der verschiedenen Fasern autonomen Systems untereinander, könnte die Vermutung spezifischer Verschiedenheit auch der Nervenfasern begründet werden. Von verschiedenen Autoren sind sogar sensible und motorische Primitivfibrillen unterschieden worden; andererseits muß jedoch hervorgehoben werden, daß gerade zwischen den motorischen und sensiblen Wurzeln des Frosches z. B. merkliche anatomische Differenzen in bezug auf die einzelnen Nervenfasern bisher nicht festgestellt werden konnten. Und so hat die Lehre von der Identität der Nervenfaser [2]) für die markhaltigen Fasern desselben Tieres die meisten Physiologen als Anhänger in dem Sinne, daß identische Prozesse in beiden Platz greifen, wenn die Weiterleitung der Erregung durch beide vermittelt wird, und daß die Unterschiede einzig und allein in den Endorganen liegen. Indessen haben wir schon früher bei der Diskussion des verschiedenen Verhaltens der sensiblen und motorischen Nerven gegen mechanische, thermische und chemische Einwirkung, S. 820, 826, gesehen, daß manche Autoren doch an eine spezifische Verschiedenheit glauben, ohne daß es aber, wie ich schon an früherer Stelle erwähnt, zu einem entscheidenden Beweise für oder gegen eine solche spezifische Verschiedenheit gekommen wäre. Differenzen in der Erregbarkeit anatomisch anscheinend identischer Nerven sollen nun auch gegenüber dem elektrischen Strom festgestellt worden sein. So sind motorische Nerven, von gewissen Ausnahmefällen abgesehen (vgl. Kap. XIII, E), gegen dauerndes Fließen konstanter Ströme unempfindlich, wenigstens reagiert der Muskel nicht und zeigt sich kein merklicher Aktionsstrom; andererseits reagieren sensible bzw. überhaupt zentripetale Nerven auf dauerndes Durchflossensein mit dem konstanten Strom [3]). Ob das wirklich ein spezifischer Unterschied der Nerven ist, müssen eingehendere Untersuchungen des Aktionsstromes mit den modernen Hilfsmitteln erst in Zukunft lehren. Ein hervorragender Unterschied aber, der in Übereinstimmung von mehreren Autoren festgestellt wurde, herrscht bezüglich der Erregbarkeit des *Nervus vagus* und des *Nervus ischiadicus* des Frosches. Nach S. Imamura [4]) findet sich, daß den Induktionsströmen zur Erzielung von Wirkungen im Vagus ungefähr die hundertfache Stärke von derjenigen gegeben werden muß, die am Ischiadicus wirksam ist. Das gilt aber nur für ganz kurz dauernde Stromstöße; bei Anwendung des Rheonoms sind die Differenzen nicht so erheblich, dementsprechend die Reizungsdivisoren nach von Kries [5]) für herzhemmende Vagusfasern kleiner wie für das *Ischiadicus gastrocnemius* - Präparat. Bei Anwendung von Kondensatorentladungen erwies sich bei kleinen Kapazitäten ebenfalls der Unterschied zwischen den beiden erwähnten Nerven sehr groß. Von anderen Unterschieden dieser Art, von denen wir aber noch weniger sicher ausschließen können, wie weit die beobachteten Veränderungen auf den Endorganen beruhen, sei hier auf die Versuche von A. Rollet [6]) hingewiesen, der verschiedene Reizbarkeit

---

[1]) Vgl. dieses Handbuch **4**, 425. — [2]) Vgl. Hering u. Asher, S. 800. — [3]) E. du Bois-Reymond, Untersuchungen über die tierische Elektrizität **1**, 283, 1848; C. Eckhard, Zeitschr. f. ration. Medizin **1**, 303, 1851, N. F.; E. F. W. Pflüger, Untersuchungen zur Physiologie des Elektronus, Berlin 1859. — [4]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1901, S. 190. — [5]) Vgl. S. 838. — [6]) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. (3) **70**, 7, Wien 1874; Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1875, S. 337; Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. (3) **71**, 33, Wien 1876.

der Strecker und Beuger gefunden hat, auf die verschiedene Erregbarkeit der hemmenden und beschleunigenden Fasern des Vagus, der analog bei der Durchschneidung verschiedene Abnahme der Erregbarkeit entspricht. Man denke auch an den Unterschied in der letzteren Beziehung zwischen Vasodilatatoren und Vasokonstriktoren der verschiedenen Organe.

Die elektrischen Fische, namentlich Malapterurus, sollen gegen ihre eigenen elektrischen Schläge und auch gegen zugeleitete elektrische Ströme völlig oder relativ immun sein. Da zur vollständigen Diskussion näheres Eingehen auf den elektrischen Fischschlag selbst erforderlich wäre, eine solche Darlegung aber den Rahmen des von mir zu behandelnden Kapitels überschritte, so muß ich mich mit dem Hinweis auf die Literatur begnügen; vgl. Biedermann, Elektrophysiologie, S. 748 f., spez. 818.

D. Das variable elektrostatische oder elektromagnetische Feld als Reiz.

In den bisher besprochenen Nervenversuchen wurde der Strom durch mit der Potentialquelle verbundene Leiter dem Nerven zugeführt. Man kann aber auch den Nerven ganz allein durch Influenz erregen. Über die verschiedenen Methoden, mit denen dies möglich ist, hat namentlich Danilewsky [1]) ein umfangreiches Werk veröffentlicht, ohne daß man sagen kann, daß die mitgeteilten Versuche [2]), so interessant sie an sich sein mögen, etwas anderes lehren, als was man mit den bisherigen Methoden auch finden konnte [3]). Ist ein alternierendes elektrisches Feld gegeben, so wird dasselbe unter allen Umständen in einem hineingebrachten Leiter Ströme erwecken können. Diese elektrischen Ströme im Nerven sind dann ebenso als erregend aufzufassen, wie in gewöhnlicher Art zugeleitete.

Leider ist es mir nicht möglich, auf die Versuche und die sich daran anschließende manchmal lebhafte Diskussion hier näher einzugehen.

Reine Hertzsche Wellen, die ein Nervmuskelpräparat treffen, erregen dasselbe nach Loeb nicht. Andererseits ist es möglich, die Hertzschen Fundamentalversuche in der Weise anzustellen, daß man den Resonator z. B. bei dem bekannten Spiegelversuch durch feine Drähte mit dem Nerven des Nervmuskelpräparates verbindet. Auch hier hat man es wohl nicht mit der direkten Einwirkung Hertzscher Wellen zu tun, sondern es wird durch dieselben rein physikalisch ein andersartiger langsamer Vorgang hervorgerufen, der nun seinerseits das Präparat erregt [4]).

Daß in einem Nerven auch in einem schwankenden elektromagnetischen Feld Ströme induziert werden, ist eine ganz selbstverständliche physikalische Folgerung. Indessen war es weder du Bois-Reymond [5]) noch Hermann [6]) möglich, auf diese Weise in einer einfachen Nervenschlinge einen zur Erregung

[1]) Danilewsky, Die physiologischen Fernwirkungen d. Elektrizität, Veit & Co., Leipzig 1902; Compt. rend. 124, 1392 u. 1476, 1897; Arch. de physiol. 9, 511 u. 527, 1897; Zentralbl. f. Physiol. 11, 617, 1897; Ebenda 12, 281, 1898; Ebenda 13, 313, 1899; Pflügers Arch. 107, 452, 1905. — [2]) Man vgl. auch Radzikowsky, Inst. Solvay; Trav. de labor. 3, 1899 u. Moroknowetz, Physiologiste russe 1, 205, Moskau. — [3]) Man vgl. die Kritik von J. Loeb; Zentralbl. f. Physiol. 11, 401, 1897; Pflügers Arch. 69, 99, 1898. — [4]) Vgl. Gallerani, Arch. ital. Biol. 43, 159, 1905; der das Nervmuskelpräparat an Stelle des Kohärers bei der drahtlosen Telegraphie verwandte. Vgl. auch Ritter, Wied. Ann. 40, 53, 1890. — [5]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 496 (Ges. Abh. 2, 297). — [6]) Pflügers Arch. 43, 225, 1888.

genügenden Strom zu erzeugen. Anscheinend positive Versuche von Grandis[1]) wurden von Gildemeister[2]) als Täuschung erwiesen und auch ein von Danilewsky[3]) mitgeteilter Versuch erklärt sich allein durch elektrostatische Influenz. Gildemeister gelang es aber, mit einem geeigneten Arrangement den Nerven zu erregen und in einer nur aus einem Nerven bestehenden Windung einen zur Erregung genügenden Strom zu induzieren.

VI. Der ruhende Nervenstrom[4]).

A. Historisches und Allgemeines.

Die elektrische Natur des Schlages gewisser Fische wurde zuerst in den 50er Jahren des 18. Jahrhunderts für Gymnotus von Laurens Storm van s'Gravesande[5]), für Malapterurus von Adanson[5]) erkannt. Der erstere schloß dies lediglich auf Grund des Gefühles aus der Ähnlichkeit mit den Entladungen der kurz vorher erfundenen Leidener Flaschen, der letztere aber auch durch Feststellung der Fortleitung des Schlages durch metallische Leiter. 1773 sicherte Williamson, 1775 Walch noch auf andere Art die elektrische Natur des Fischschlages. Hierdurch war unzweifelhaft die elektromotorische Wirksamkeit lebender tierischer Teile erwiesen, und mit vollem Recht konnte man von da an von einer tierischen Elektrizität sprechen. Trotzdem ist als der eigentliche Ausgangspunkt der heutigen Lehre Galvanis Entdeckung der Zuckung ohne Metalle zu betrachten (Sommer 1793). Der berühmte frühere Versuch desselben — Zuckungen durch Anlegung ungleichartiger Metallbögen — der 1791 publiziert, aber 1786 schon angestellt wurde, war zwar von seinem Autor als Beweis für das Vorhandensein einer tierischen Elektrizität aufgefaßt worden, aber bekanntlich wurde diese Meinung durch Volta gründlich zerstört.

Ein weiterer entscheidender Schritt geschah durch Nobilis Entdeckung des Froschstromes, die sich unmittelbar an die Erfindung seines Multiplikators mit astatischer Doppelnadel anschloß.

Matteucci und du Bois-Reymond fanden nun ziemlich gleichzeitig im Beginn der 40er Jahre des vorigen Jahrhunderts in weiterer Verfolgung der Lehre vom Froschstrom die Erscheinungen des ruhenden Muskelstromes.

In der du Boisschen Fassung lautet der Fundamentalsatz:

Durchschneidet man einen lebensfrischen Muskel, so verhält sich der Querschnitt negativ zu der natürlich unversehrten Oberfläche des Muskels. Bildet man ein beliebiges Muskelprisma durch der Oberfläche parallel und senkrecht zugeführten Querschnitt, so verhält sich in gleicher Weise jeder künstliche Querschnitt negativ elektrisch gegenüber jedem künstlichen Längsschnitt.

Ganz dasselbe Verhalten bietet, soweit der künstliche Querschnitt einerseits und die unveränderte Oberfläche andererseits in Frage kommt, wie ebenfalls du Bois-Reymond im Jahre 1843 fand, der Nerv dar. Auch hier ist jeder Punkt des Querschnittes negativ elektrisch gegenüber einem Punkte des Längsschnittes. „Negativ elektrisch" soll in beiden Fällen beim

---

[1]) Arch. ital. de biologie 37, 313, 1902. — [2]) Pflügers Arch. 99, 357, 1903. — [3]) l. c. — [4]) Dieses Kapitel war in seinem ersten Entwurf von mir schon fertiggestellt, ehe mir die Ausführung v. Freys über den ruhenden Muskelstrom zur Kenntnis kam. Der Natur der Sache nach läßt sich gerade bei diesem Kapitel eine gewisse Art Doppelbearbeitung am wenigsten vermeiden. — [5]) Carl Sachs, Untersuchungen am Zitteraal Gymnotus electricus, 1881, S. 127.

Muskel und Nerven hierbei bedeuten, daß in einem angelegten Galvanometerkreise ein Strom von dem Längsschnitt zum Querschnitt fließt.

Da konstante Ströme (nach der Maxwellschen Theorie auch variable) stets geschlossen sein müssen, so muß dieser Galvanometerzweig im Innern des Muskels irgendwo eine Fortsetzung haben, die vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet ist. Da die am Querschnitt liegende Schicht — was auch immer für einer Theorie über das Wesen des Ruhestromes man sich anschließen will — als abgestorben betrachtet werden muß, so kann man mit Hermann sagen, daß der nach außen durch das Galvanometer abgeleitete Strom im Innern der Muskel- oder Nervenfaser abmortual verläuft. Es muß jedoch scharf betont werden, daß selbst im Muskel — als Ganzes betrachtet — auch neben dieser (im Innern der eigentlichen Fasern bzw. Fibrillen notwendig) abmortualen Richtung des Ruhestromes auch die umgekehrte Richtung vorkommt und Stromzweige im indifferenten Gewebe zwischen den einzelnen Muskelfasern (vielleicht auch im interfibrillären Gewebe) gegeben sein müssen, die so verlaufen wie im angelegten Bogen des Galvanometers, und zwar muß notwendig die Elektrizitätsmenge, die in der einen Richtung transportiert wird, gleich sein derjenigen, die sich in der entgegengesetzten bewegt. Mit dieser Einschränkung, die in noch höherem Grade auch für den Nerven gilt, kann man aber ruhig sagen, daß die Ruheströme des mit mechanischem Querschnitt versehenen Muskels bzw. Nerven in demselben abmortual gerichtet sind.

Gegen den Ausdruck: der Querschnitt ist negativ gegenüber dem Längsschnitt, sind von Waller[1]) und nach ihm von Gotch u. a. Bedenken geäußert worden.

Vergleicht man nämlich die Richtung des Stromes durch das Galvanometer hindurch im Falle des ruhenden Nervenstromes mit jener Richtung, die von einem Element, etwa von einer gewöhnlichen Zink-Kupferkette, erzeugt wird, so muß man das Zink an Stelle des Querschnittes, das Kupfer an Stelle des Längsschnittes substituieren, um dieselbe Richtung des Stromes im Galvanometer zu erhalten. Man kann also sagen, um Wallers Ausdrucksweise zu gebrauchen, „der Querschnitt sei zinkartig gegenüber dem Längsschnitt". Da nun das Zink in der physikalischen Spannungsreihe als positives Metall bezeichnet wird, indem es beim Voltaschen Fundamentalversuch sich als positiv geladen erweist, so hält es Waller für richtiger, die Bezeichnungen umzukehren und den Querschnitt als positiv, den Längsschnitt als negativ zu bezeichnen. Durch den Vorschlag Wallers ist leider eine nicht geringe Verwirrung in die Nomenklatur eingeführt worden, und man kann ernstlich bezweifeln, ob sein Verbesserungsvorschlag wirklich eine Verbesserung darstellt. Man denke nur an die Tatsache, wie strittig der Voltasche Fundamentalversuch, auf den sich Waller in letzter Linie beruft, tatsächlich ist, und die Wallersche Reform der Nomenklatur hätte nur dann einen Sinn, wenn die Voltasche Ansicht die richtige ist (Kontakttheorie der Potentialdifferenzen zwischen Metallen). Ich erinnere hier nur daran, daß das umfangreiche historisch-kritische Werk Ostwalds: „Die Elektrochemie", ihre Geschichte und Lehre, Leipzig 1896, gewissermaßen in dem Satze gipfelt, daß dieselbe im wesentlichsten Punkte falsch ist, indem im wesentlichen die chemische Theorie über die Kontakttheorie den Sieg davongetragen hat. Es sei auch einfach an die nackte Tatsache erinnert, daß es nach Art des Daniellschen konstruierte Elemente gibt, bei denen das Kupfer in Kupfer-Sulfat-Cyankaliumlösung taucht. In diesen Elementen ist das Kupfer zinkartig und das Zink nicht zinkartig, sondern kupferartig.

Ich werde daher in meiner Beschreibung bei der allgemeinen Nomenklatur bleiben. Wo Zweifel möglich sind, empfiehlt es sich, dieselben durch das Wörtchen „galvanometrisch" auszuschließen. Der Querschnitt verhält sich also galvanometrisch negativ zum Längsschnitt.

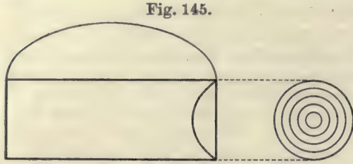
Will man nun näher die Potentialverteilungen der Oberfläche eines Muskels oder Nerven untersuchen, so ist zu beachten, daß es streng genommen nicht möglich ist, von einem Stück Muskel einen Stromzweig abzuleiten, ohne im Innern die Stromverteilung zu ändern. Es empfiehlt sich also, den Zweig stets zu kompensieren, oder die Untersuchung mit einem Elektrometer vorzunehmen, das seinerseits

---

[1]) Waller, Arch. ital. de biol. **36**, 64.

automatisch kompensiert. Doch ist der entstehende Fehler, wenn man sich eines eigentlichen Galvanometers bedient und keine Kompensation anwendet, um so kleiner, je größer der Widerstand des angewandten Kreises, und läßt sich von diesem Gesichtspunkte aus unter jeden Wert drücken.

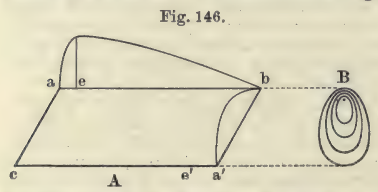
Fig. 145.



Spannungsverteilung am geraden Muskelprisma.

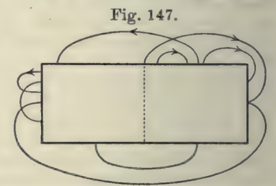
Wenn man nun nach du Bois-Reymond sich einen Muskelzylinder herstellt, so findet sich, daß nicht alle Punkte des Querschnitts in gleicher Weise elektromotorisch wirksam sind gegen Punkte des Längsschnittes. Der Wert des größten positiven Potentials findet sich um eine zwischen den beiden Querschnitten gelegene Linie, den sogenannten Äquator, der algebraisch kleinste Wert des Potentials in der Mitte der beiden Querschnitte. Die obenstehende Fig. 145 nach Rosenthal[1]) gibt einen

Fig. 146.



Spannungsverteilung am regelmäßigen Muskelrhombus.

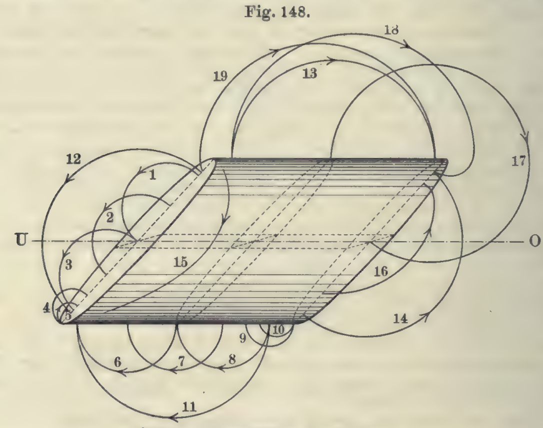
Fig. 147.



Ströme des Muskelprismas.

Begriff dieser Verhältnisse. Die Kreise bedeuten die Äquipotentiallinien des Querschnittes. Bemerkenswert ist, daß — wofern man das Muskelprisma verzerrt — das positive Potential am Längsschnitt in der Nähe der stumpfen Ecken wächst.

Fig. 148.



Ströme am regelmäßigen Muskelrhombus.

Dagegen nimmt das Potential am Querschnitt seinen kleinsten Wert in der Nähe der spitzen Kante an (siehe die obenstehenden Figuren, die Rosenthal entnommen sind).

[1]) J. Rosenthal, Allg. Physiol. d. Muskeln u. Nerven 1899, S. 189 bis 190.

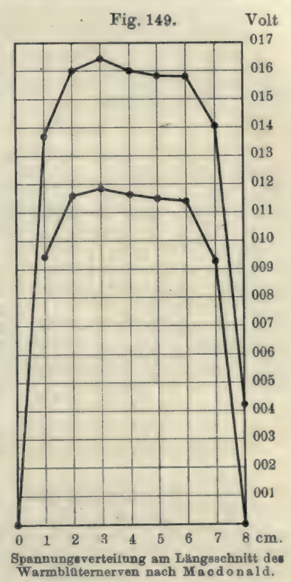
Die aus den beiden Spannungsverteilungen sich ergebenden ableitbaren Ströme für das gewöhnliche Muskelprisma und den Muskelrhombus ergeben sich aus den beigegebenen Fig. 147 und 148, von denen die letztere von du Bois-Reymond stammt [1]). Bleiben wir bei dem gewöhnlichen Muskelprisma, so müssen wir betonen, daß auch das kleinste Stückchen Muskel, ein einziges Primitiv-Faserbündel nach du Bois-Reymond, sich so verhält wie ein großer Muskel. Auch hier ist jeder Querschnitt negativ gegenüber dem natürlichen Längsschnitt.

Dieselbe Spannungsverteilung, wie sie an größeren Muskelprismen experimentell feststellbar ist, ist nach allem, was wir wissen, auch für den Nerven höchst wahrscheinlich, wenn auch hinreichend große Nervenstücke einer gleich sorgfältigen Untersuchung bisher nicht unterworfen wurden.

Für verschiedene Punkte des Längsschnittes beim Warmblüternerv sind die Verhältnisse am genauesten von Macdonald [2]) untersucht.

Die Fig. 149 zeigt die Potentialveränderung, an einem 8 cm langen Nervenstück vom Hundeischiadikus, gemessen von den beiden Enden, indem verschiedene Punkte des Nerven mit den beiden Querschnitten verglichen wurden und die Potentialdifferenz durch Kompensation festgestellt wurde. Auf die Potentialdifferenz der beiden Querschnitte, die auch der Figur zu entnehmen ist, wird unten noch näher einzugehen sein (vgl. S. 864). Die linke Kurve in der Figur gibt die Potentialdifferenz, gemessen vom oberen Querschnitt aus, die rechte Kurve eben dieselbe mit den einzelnen Punkten, gemessen vom unteren Querschnitt aus. Die Abszissen entsprechen der Länge des Nerven in Centimetern.

Fig. 149.



Spannungsverteilung am Längsschnitt des Warmblüternerven nach Macdonald.

Ein Versuch, der dem oben erwähnten du Bois-Reymonds mit einer einzelnen Muskelfaser analog wäre, existiert bisher für den Nerven nicht, es ist aber kaum zweifelhaft, wie er ausfallen würde.

Es gibt eine einzige Nervenfaser von gewaltigen Dimensionen, nämlich der elektrische Nerv von *Malapterurus electricus* (vgl. S. 802). — Es besteht kein Zweifel, daß auch dieser den regulären Strom zeigen wird, wenn man ihn mit dem Galvanometer verbindet, obschon dieser Versuch, bei einem allerdings nicht mehr ganz frischen Fische, du Bois-Reymond nicht gelang [3]).

B. Der Sitz der elektromotorischen Kraft.

Es handelt sich offenbar bei der Beobachtung an einem ganzen Muskel oder Nerven um die vereinten Wirkungen der vielen miteinander verbundenen Primitivfasern, von denen jede einzelne dieselbe Potentialdifferenz darbietet.

Aus dem Zusammenwirken erklären sich auch die oben erwähnten Verhältnisse im schiefen Muskelrhombus und die an demselben zu beachtenden Neigungsströme, auf die — weil für die Nervenphysiologie von geringerem Interesse — hier nicht weiter eingegangen werden kann.

---

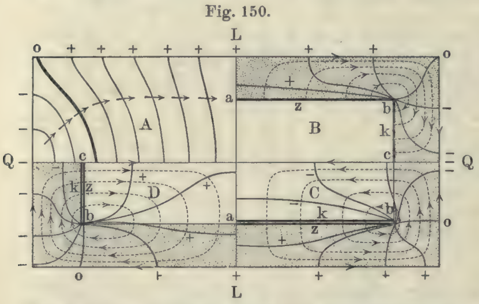
[1]) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen 2, Taf. 1. — [2]) J. S. Macdonald, The injury Current of Nerve. — [3]) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen 2, 645.

Wenn wir uns ein gewöhnliches Element vorstellen, so hat dieses gewisse elektromotorisch wirksame Flächen, gewisse Stellen des Potentialsprunges, und man kann die Frage aufwerfen, wo denn wohl der betreffende Potentialsprung bei den Primitivfasern sich befinden wird. — Helmholtz[1]) hat darauf schon die Antwort gegeben, daß die Verteilung der elektromotorisch wirksamen Flächen, bzw. der elektromotorisch wirksamen Schichten, keineswegs gegeben ist, wenn man die Potentialdifferenz an der Oberfläche eines solchen Gebildes kennt, indem dieselbe Verteilung auf unendlich verschiedene Art durch innerliche elektromotorisch wirksame Flächen oder Schichten hervorgebracht sein kann.

Ein gutes Bild der hauptsächlichsten hier vorhandenen Möglichkeiten bietet die folgende Zeichnung, die Hermann[2]) entnommen ist.

In dem Felde *A* sind eine Reihe von elektromotorisch wirksamen, im wesentlichen quer gelegenen Flächen gegeben, die die Oberfläche überall erreichen. Statt dieser Flächen könnte man sich auch im Sinne der Pfeile mehr stetig wirkende elektromotorische Kräfte im Innern der Faser vorstellen. In den drei anderen Fällen erreichen die supponierten elektromotorisch wirksamen Schichten die Oberfläche nicht — eine Annahme, der man um der schwachen Längs- und Querschnittströme willen nicht entgehen kann. Im Felde *B* könnte im Innern des weißen Feldes ebenfalls eine stetige Verteilung elektromotorischer Kräfte stattfinden. Man kann aber auch *B* als eine Kombination von *C* und *D* auffassen. *D* entspricht der Annahme, daß die hauptsächlich wirksame Fläche in der Nähe des Querschnittes liegt, *C* wohl derjenigen Annahme, die den Hauptvertretern der „Membrantheorie" vorgeschwebt hat. — Es ist erlaubt, sich die gezeichneten elektromotorisch wirksamen Flächen durchbrochen vorzustellen, ohne daß an dem Bilde der Spannungsänderung sich Wesentliches ändert. Die Figur *B* führt in ähnlicher Weise zu der Annahme zahlreicher elektromotorisch wirksamer Flächen, bzw. zur du Bois-Reymondschen Ansicht zahlreicher kleiner Molekeln. Da indessen die Molekulartheorie heute nur noch wenige Vertreter zählt, dieselbe vielmehr in ihrer ursprünglichen Form im wesentlichen mit ihrem Autor ins Grab gesunken ist, so wird sie uns im folgenden nicht mehr intensiver beschäftigen. — Es muß wegen ihrer Darstellung auf die früheren Handbücher der Elektrophysiologie verwiesen werden; dagegen werden wir uns notwendig noch eingehend mit denjenigen Auffassungen befassen müssen, die durch *C* und *D* und ihre Kombination repräsentiert werden.

Fig. 150.



Schema denkbarer Annahmen über die elektromotorischen Flächen in einer Muskel- oder Nervenfaser. Axialer Längsschnitt.

Für den Muskel hatte du Bois-Reymond ursprünglich gemeint, daß auch sein natürlicher Querschnitt sich negativ verhalte gegenüber dem natürlichen Längsschnitt. Unter „natürlichem Querschnitt" verstand er die Stellen, an welchen die Muskelfasern enden, also die Stellen, wo sie in die Sehnen und Aponeurosen übergehen. Später fand er, daß dieses anfängliche Resultat nur vorgetäuscht

[1]) Helmholtz, Wissenschaftliche Abhandlungen 2, 886: Die Resultate der neueren Forschungen über tierische Elektrizität. Aus der Allg. Monatsschr. für Wiss. u. Lit., S. 307; Kiel 1852. — [2]) Hermann, Handb. d. Physiol. 1 (1), 228.

worden war, und er erfand seiner Molekulartheorie zuliebe die parelektronomische Schicht, welche überall die nach ihm präexistierenden, den Ruhestrom erzeugenden elektrischen Moleküle in ihrer Wirkung, nach außen wenigstens, zum großen Teil paralysieren sollte. Bei du Bois-Reymond und den entschiedensten Vertretern der Membrantheorie im engeren Sinne, wie Macdonald, Bernstein und Brünings sind die elektromotorisch wirksamen Flächen im Muskel präexistent. Gegen die du Bois-Reymondsche Ansicht wandte sich Hermann[1]) und stellte die Hypothese auf, daß erst durch Entstehen des Querschnittes selbst die elektromotorisch wirksame Fläche geschaffen wird. Da indessen einerseits Hermann später wiederholt auch die natürliche Faseroberfläche als möglicherweise für den Ruhestrom in Betracht kommend angesehen hat, und andererseits, wie wir noch sehen werden, auch die Membrantheoretiker *sensu strictiore* kaum der Annahme entgehen können, auch einen gewissen Potentialsprung für den Querschnitt zu postulieren, so kann es sich meiner Ansicht nach überhaupt nur um einen Streit darüber handeln, welche von den Flächen in den Figuren C und D mehr zum Ruhestrom des Muskels beiträgt. Die relative Stromlosigkeit gewisser Muskeln, die Hermann zur Aufstellung seiner Alterationstheorie die erste Veranlassung gab, bildet nun durch Jahre hindurch ein heftiges Streitobjekt zwischen diesem und den Vertretern der du Bois-Reymondschen Schule[2]). Heute aber wird der Satz, „daß völlig unversehrte Muskeln auch völlig stromlos sind", als ziemlich sichergestellt betrachtet werden und wird ernstlich wohl kaum noch bezweifelt. Schon Hermann zeigte, daß man den *Musculus gastrocnemius* so präparieren kann, daß die aufzufindenden Differenzen minimale sind im Verhältnis zu der Potentialdifferenz des voll entwickelten Längsschnittstromes. Hermann zeigte ferner, daß bei Eliminierung der Hautströme, die namentlich bei Fischen wenig entwickelt sind, unverletzte Tiere stromlos befunden werden, daß dasselbe der Fall ist bei vorsichtiger Anwendung von Sublimat auf curaresierte Frösche — Engelmann[3]) fand das Herz bei jeder Ableitung in der Ruhe stromlos. Endlich tat Biedermann[4]) dar, daß der *Musculus sartorius* des Frosches sich besonders leicht stromlos präparieren läßt. Andererseits zeigen, wie Velichi[5]) fand, künstliche Längsschnitte Negativität gegen natürliche. Am Nerven ist es natürlich nicht möglich, denselben stromfrei zu isolieren, da er ja natürliche Endigungen im Sinne des Muskels nicht besitzt. Die Versuche, die Endorgane als solche zu betrachten, müssen aus naheliegenden Gründen als nicht beweiskräftig betrachtet werden; soweit die Nerven in situ gelassen werden, kann aber auch hier kein Zweifel sein, daß sie, sofern sie völlig unverändert sind, auch stromlos sein werden.

Das ist nun sowohl mit der Annahme C und D im Sinne des obigen Schemas als auch mit ihrer Kombination verträglich. In der unverletzten Nervenfaser ist die elektromotorische Fläche von D nicht vorhanden; die von C bildet, wenn sie existiert, eine völlig geschlossene Hülle, und es ist klar, daß diese erst verletzt sein muß, damit überhaupt ein Strom zustande kommen kann. So bedenklich daher die völlige Stromlosigkeit unverletzter Organe der Molekulartheorie auch gewesen ist, für die heute noch zur Diskussion stehenden Anschauungen ist dieser Befund gleich gut erklärbar.

C. Die absolute Größe der elektromotorischen Kraft.

Die maximalen elektromotorischen Kräfte, die bei den Ruheströmen der Nerven verschiedener Tiere zur Beobachtung gelangen, ergeben sich aus folgender Tabelle:

---

[1]) l. c. Besonders instruktiv ist die Abhandlung von Hermann: Die Ergebnisse neuerer Untersuchungen auf dem Gebiete der tierischen Elektrizität. Vierteljahrsschrift d. naturforsch. Ges. in Zürich 1878, Heft 1. Abgedruckt auch in Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere 12, Heft 2. — [2]) Vgl. Hermanns Handbuch 1 (1), 197, sowie die Vierteljahrsschrift d. naturforsch. Ges. in Zürich 1878, Heft 1. — [3]) Pflügers Arch. 15, 116, 1877. — [4]) Ber. d. Wien. Akad. 81 (3. Abt.), 77, 1880. — [5]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1900, S. 29 bis 38.

I. Markhaltige Nerven

Frosch, Ischiadicus	0,026	(du Bois-Reymond[1]),
Torpedo, elektrischer Nerv	0,011	(du Bois-Reymond[2]),
Katze, Lumbalwurzel	0,026	(Gotch u. Horsley[3]),
Katze, Ischiadicus	0,017	(Léon Fredericq[4]).
Hund, Ischiadicus	0,024	
Kaninchen, Ischiadicus	0,028	

II. Marklose Nerven.

Eledone moschata, Mantelnerv	0,026	(Fuchs[5]),
Hummer, Scherennerv	0,048	(Léon Fredericq[4]),
Olfactorius des Hechtes	0,022	(Kühne u. Steiner[6]).

Es muß hierbei betont werden, daß die individuelle Dicke des Nerven und seine Länge nicht in Betracht kommen oder nur eine unbedeutende Rolle spielen, daß aber die Tierspezies und Art des Nerven von wesentlicher Bedeutung sind. Ganz speziell zeigen die marklosen Nerven höhere elektromotorische Kräfte als die markhaltigen. Kühne hat bereits dieses Überwiegen der marklosen Nerven über die markhaltigen damit zu erklären gesucht, daß die Achsenzylinder in den ersteren einen viel größeren relativen Teil des Querschnitts einnehmen. Da sowohl die Muskeln wie die Nerven die oben erwähnten eigentümlichen inneren Stromausgleiche besitzen, so sind sie Elementen vergleichbar, die durch einen unmittelbaren, an den Polen angebrachten verbindenden Leiter kurz geschlossen sind. Wie ein solches Element wirken sie daher nach außen, und ein Bruchteil wird um so kleiner, die wahre elektromotorische Kraft also um so größer sein, je mehr indifferentes Gewebe die eigentlichen elektromotorisch wirksamen Fasern umgibt. Hermann[7]) hat lange Zeit sowohl beim Muskel wie beim Nerven die wahre elektromotorische Kraft für wesentlich höher gehalten, als sie sich bei der Ableitung nach außen zeigt. Sein Schüler Samojloff[8]) kommt aber, für den Muskel wenigstens, zum Schluß, daß die überhaupt im Innern wirksamen maximalen elektromotorischen Kräfte nicht viel größer sind als die ableitbaren. Immerhin wäre es sehr wohl denkbar, daß der Unterschied zwischen marklosen und markhaltigen Nerven zum Teil in der mächtigen Entwickelung des Markes auf die angedeutete Weise seine Erklärung findet.

D. Axialstrom.

Wie schon hervorgehoben, besitzen auch zwei Querschnitte eines Nerven gegeneinander eine Potentialdifferenz.

Schon du Bois-Reymond[9]) sah dies in seinen ersten Untersuchungen, aber ohne jede Regelmäßigkeit. Erst später erkannte er, daß sich hier doch eine Gesetzmäßigkeit vorfindet, und namentlich nachdem er am Nerven des elektrischen Organs von Torpedo einen regelmäßigen aufsteigenden Strom bei Ableitung von zwei Querschnitten gesehen hatte, ließ er durch Mendelssohn[10]) systematisch die Frage bearbeiten. Mendelssohn stellte das prinzipielle Grundgesetz auf, daß der Axialstrom stets der Richtung entgegengesetzt sei, in welcher die natürliche Erregung geleitet wird — am rein motorischen Nerven also aufsteigend, am rein sensiblen absteigend. Mendelssohn hat gezeigt, daß dieser Axialstrom auch bezüg-

---

[1]) Untersuchungen **2**, 250 u. Arch. d. Anat. u. Physiol. 1885, S. 134. — [2]) In der Regel war die elektromotorische Kraft des Torpedonerven viel kleiner. — [3]) Phil. Trans. **182** B., 267 ff. London 1891. — [4]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880, S. 68. — [5]) Sitzungsber. der Österr. Akad., math.-naturw. Kl., **103** (3. Abt.), 207. — [6]) Untersuchungen d. physiol. Instituts d. Univ. Heidelberg **3**, Heft 1 u. 2. — [7]) Handbuch der Physiol. **1** (1), 229. — [8]) Pflügers Arch. **78**, 38, 1899. — [9]) du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität **2**, 252; Gesammelte Abhandlungen **2**, 196; du Bois-Reymonds Arch. 1885, S. 135. — [10]) du Bois-Reymonds Arch. 1885, S. 381; vgl. Ebenda Léon Fredericq 1880, S. 68, Anm.

lich negativer Schwankung sich wie ein Demarkationsstrom verhält. Hellwig[1]) prüfte die Resultate Mendelssohns nach und machte vor allem darauf aufmerksam, daß, um den natürlichen Axialstrom zu bekommen, die Querschnitte absolut gleichzeitig angelegt werden müssen, über dessen Richtung er bei verschiedenen Nerven übrigens sehr schwankende Ergebnisse erhielt. Er glaubte den Axialstrom mit dem Wallerschen Gesetz des Absterbens der Nervenfasern in Beziehung bringen zu können, indem der dem trophischen Zentrum näher gelegene Querschnitt früher absterben — also weniger wirksam sein sollte als der entgegengesetzte.

Weiss[2]) konnte die Angaben der früheren Autoren bestätigen. Er machte aber darauf aufmerksam, daß das Zwischengewebe an den verschiedenen Querschnitten der untersuchten Nerven verschiedene Mächtigkeit habe, und daß deshalb eine verschiedenere innere Abgleichung für den Demarkationsstrom an den beiden Querschnitten bestehe. Vor ihm hatte Clara Halperson den verschiedenen Abstand der Ranvierschen Schnüre für die Erklärung herbeigezogen — eine Ansicht, der Weiss aber nicht beipflichtet. Er versuchte künstlich die Verhältnisse beim *Nervus opticus* des Hechtes umzukehren, indem er die Bindegewebescheide entfernte und in umgekehrter Weise um den Nerven wieder herumlegte. Er sah dann die Inversion des Axialstromes, so daß diesem keine besondere physiologische Bedeutung zukommen dürfte.

E. Das zeitliche Abklingen des Ruhestromes.

Der ruhende Nervenstrom bleibt in der Stärke, die er unmittelbar nach einem frisch angelegten Querschnitt zeigt, nicht bestehen, sondern nimmt allmählich ab, wobei aber ein Anfrischen ihn sofort wieder auf die Höhe hebt. Ähnliche Verhältnisse fand Engelmann[3]) beim Herzmuskel, während er sie beim *Musculus sartorius* vermißte. Er vermutete, daß das Absterben im Sinne der Alterationstheorie Hermanns am Herzmuskel nur bis zum nächsten Muskelsegment fortschreite und dort wieder eine natürliche Längsoberfläche vorliege, während beim Sartorius — wo ein so erhebliches Absinken der elektromotorischen Kraft nicht zur Beobachtung kommt — der Absterbeprozeß nirgends Halt macht. Beim Nerven sollten die Ranvierschen Schnürringe die Stellen sein, an welchen der Absterbeprozeß enden würde (vgl. S. 794). Im Sinne der Membrantheorie müßten also die einzelnen Ranvierschen Segmente mit einer geschlossenen Membran versehen sein, falls diese Erklärung Engelmanns auch von den Anhängern derselben acceptiert würde, doch ist von Kühne[4]) und Biedermann[5]) mit Recht darauf aufmerksam gemacht worden, daß auch Nerven, welche keine Ranvierschen Schnürringe besitzen, analoge Verhältnisse darbieten. Das Unwirksamwerden des Querschnittes tritt namentlich beim Einlegen des Nerven in physiologische Kochsalzlösung bzw. in Ringerlösung ein.

Diese Fähigkeit wird vielfach benutzt, und namentlich Gotch[6]) hat zahlreiche Versuche an „Kept-Nerve" angestellt. Ursprünglich rührt der Vorschlag von Mommsen[7]) her. Bei einem gewöhnlichen mechanischen Quer-

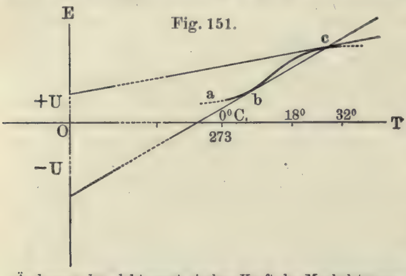
---

[1]) Ludw. Hellwig, Über den Axialstrom des Nerven u. seine Beziehung zum Neuron. Dissert., Halle 1896. — [2]) Otto Weiss, Über die Ursache des Axialstromes am Nerven. Pflügers Arch. **108**, 416 f., 1905. — [3]) Pflügers Arch. **15**, 124 u. 128, 1877. — [4]) Untersuchungen aus d. physiol. Institut d. Univers. Heidelberg **4**, 1881. — [5]) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. **93**, 3. Abt., 1886. — [6]) Journ. of Physiol. **28**, 32, 1902. — [7]) Virchows Arch. **83**, 254, 1881; vgl. Efron, Pflügers Arch. **36**, 470, 1885.

schnitt beim Hechtolfactorius geht, wie Garten [1]) fand, die Wiederherstellung so schnell vor sich, daß man Schwierigkeiten hat, den vollen Längsquerschnittstrom für kürzere Versuchsreihen sich zu erhalten (vgl. S. 896).

F. Einfluß der Temperatur auf den Ruhestrom.

Der ruhende Muskelstrom zeigt eine charakteristische Abhängigkeit von der Temperatur. Schon Hermann [2]) fand, daß die elektromotorische Kraft desselben ausnahmslos beim Erwärmen steigt, beziehungsweise beim Abkühlen vermindert wird. Bernstein [3]) untersuchte dies genauer. In der folgenden Fig. 151 gibt *abc* die Kurve der Änderung der elektromotorischen Kraft mit der Temperatur für jeden Temperaturgrad an.



Änderung der elektromotorischen Kraft des Muskelstromes mit der Temperatur.

In erster grober Annäherung kann man die elektromotorische Kraft als proportional der absoluten Temperatur ansehen. Es würde dies für den Muskel den theoretisch wichtigen Schluß zulassen, wenn man ihn im übrigen als eine reversible Kette betrachten darf, daß die Energie dieser Kette Null sei, und Bernstein hat darin einen Beweis für die Ansicht gesehen, daß man es mit einer Konzentrationskette zu tun hat. Merkwürdigerweise verhält sich der Nerv [4]) innerhalb der Temperaturgrenzen, die man ohne Schädigung anwenden darf, merklich anders wie der Muskel. Eine in ähnlicher Weise wie die obige konstruierte Kurve hat für 18° ein Maximum. $\frac{dE}{dT}$ geht deshalb von einem positiven Wert in einen negativen über, was im allgemeinen gegen die Annahme einer einfachen Konzentrationskette spricht. Bernstein nimmt daher auch eine Änderung derselben mit der Temperatur an (vgl. S. 878).

G. Thermische, kaustische und chemische Querschnitte.

Wir haben bis jetzt immer angenommen, daß der Querschnitt mechanisch angelegt würde — indessen jede intensivere Einwirkung auf den Muskel oder den Nerven gibt schließlich zu einem Auftreten eines normalen Ruhestromes Veranlassung. Vor allem gehören hierher diejenigen Eingriffe, die im gebräuchlichen Sinne des Wortes töten: Namentlich ist hohe Temperatur geeignet, eine reine Querschnittsableitung darzubieten, und du Bois-Reymond [5]) hat in diesem Sinne direkt von einem thermischen Querschnitt gesprochen.

---

[1]) S. Garten, Beiträge z. Physiologie der marklosen Nerven, S. 23 ff. Jena 1903; vgl. auch H. Head, Pflügers Arch. **40**, 207, 1887. — [2]) Pflügers Arch. **4**, 172, 1871. — [3]) J. Bernstein, Untersuchungen z. Thermodynamik d. bioelektr. Ströme, Ebenda **92**, 538 f., 1902; vgl. Lesser, Ebenda **116**, 124, 1907. — [4]) l. c. vgl. Steiner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876, S. 382. — [5]) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlg. **2**, 409; vgl. Hermann, Handb. d. Physiol. **1** (1), 196.

Das Gefrieren des Muskels führt nach Hermann[1]) zur Entstehung des Demarkationsstromes. Für den Nerven liegen aus der alten Literatur systematische Versuche hierüber nicht vor. Kühlt man ein Stück des Froschnerven ab, so tritt zunächst eine erhebliche Unterkühlung auf. Erst bei Temperaturen von zwischen — 5 und — 10° tritt, wie Bühler[2]) fand, plötzliches Gefrieren des Nerven ein. Hierbei kann die Leitfähigkeit dauernd aufgehoben bleiben; in diesem Falle muß notwendigerweise auch ein Demarkationsstrom zwischen der gefrorenen und der normalen Stelle des Nerven herrschen. Durch hinreichend lang einwirkende und durch hinreichend tiefe Temperaturen, bei denen also der Nerv in allen seinen Teilen gefriert, wird man vermutlich stets zu einem Kältequerschnitt kommen[3]). Nach Bühler ist der Nerv, auch wenn er gefroren war, in manchen Fällen wieder restitutionsfähig. Dasselbe ist nach Boruttau[4]) möglich, dabei ist nach ihm der Nerv im gefrorenen Zustande besonders empfindlich für mechanische Einwirkung. Freilich sah Bühler bei seinen Abkühlungsversuchen nur in einem Falle die Erregbarkeit des Nerven annähernd auf die alte Höhe zurückgehen. Es wäre sehr interessant, zu wissen, ob bei einem solchen Nerv ein ursprünglich vorhandener Demarkationsstrom wieder verschwindet, und von welcher Größenordnung derselbe im Verhältnis zum mechanischen Querschnitt ist[5]).

Eingriffe chemischer Agenzien führen analog zu einem kaustischen bzw. chemischen Querschnitt. Bei der Untersuchung der Frage, ob völlig unverletzte Muskeln stromlos sind, fand schon du Bois-Reymond, daß das Betupfen eines parelektronomischen, also im heutigen Sinne unversehrten Endes eines Muskels mit dem Querschnitt eines anderen genügt, um eine normale Stromentwickelung in die Wege zu leiten. Biedermann[6]) untersuchte etwas systematischer die hier vorliegenden Verhältnisse und fand namentlich, daß Extrakte aus Muskelfleisch, die nach Ranke Ermüdungsstoffe des Muskels enthalten, sowie auch auf ähnliche Weise verdünnte Kalisalzlösung, lokal auf denselben appliziert, einen Strom entwickeln. Dieser durch schwächere chemische Eingriffe hervorgerufene Strom ist im Gegensatz zum mechanischen, thermischen und kaustischen Querschnitt reparabel. Die durch schwache Kalisalzlösungen lokal verursachte Negativität läßt sich durch Baden in physiologischer Kochsalzlösung oder noch besser in Ringerscher Lösung wieder beseitigen (vgl. S. 823).

Doch besteht ein Unterschied je nach der Dauer der Einwirkung und je nach dem angewandten Salz. Die Kaliströme, die z. B. durch Chlorkalium verursacht werden, sind nach einiger Zeit beim Muskel irreparabel, während die Ströme durch Kaliumsulfat, Phosphat, Tartrat und Zitrat sich auch nach langer Zeit (innerhalb der natürlichen Lebensdauer der Präparate) durch Auswaschung in Ringerlösung wieder beseitigen lassen. Faßt man diese durch schwache Lösungen hervorgerufene Negativität als chemischen Querschnitt auf, wobei das Wort Querschnitt nur andeuten soll, daß die Ströme nach Analogie der bei mechanischer Verletzung auftretenden gedeutet werden sollen, so muß man also zwischen völlig reparabeln, teilweise reparabeln und irreparabeln chemischen Querschnitten unterscheiden, wobei aber zu beachten ist, daß es beim Nerven in elektrischer Beziehung irreparable Querschnitte im strengen Sinne überhaupt nicht gibt, indem, siehe die vorhergehende Seite,

---

[1]) Pflügers Arch. 4, 172, 1871. — [2]) Engelmanns Arch. 1905, S. 239 f. — [3]) Herrick, Amer. Journ. of Physiol. 4, 307, 1901. — [4]) Boruttau, Pflügers Arch. 65, 11, 1897. — [5]) Vgl. Tait, Journ. of Physiol. 34, XXXV, 1906; Derselbe, Quart. Journ. 1, 79 f., 1908 (w. d. K.). — [6]) Biedermann, Elektrophysiologie, S. 298. Jena 1895.

selbst ein mechanisch angelegter in Ringerlösung elektrisch unwirksam wird [1]).

Overton [2]) hat einen Versuch mitgeteilt, der für die Theorie der ruhenden Nervenströme von erheblicher Bedeutung ist, wenn auch die Entscheidung, inwieweit das oben erwähnte Schema B oder C die wirklichen Verhältnisse am besten wiedergibt, damit noch nicht definitiv gegeben ist.

Overton legt bei einem K_2HPO_4-Muskel einen Querschnitt an und findet bei Ableitung mit Kaliumphosphatelektroden an Stelle des normalen Demarkationsstromes eine geringe entgegengesetzte Potentialdifferenz.

Bringt er den Muskel in Ringerlösung zurück und leitet mit Ringerlösung ab, so wird der Muskel wieder erregbar und zeigt den normalen Demarkationsstrom. Overton scheint geneigt, in dem Versuch eine Stütze der Membrantheorie zu sehen, obschon er sich nicht sehr deutlich ausdrückt. Es ist unzweifelhaft, daß derselbe Versuch in analoger Weise beim Nerven gelingt; ich vermag aber in demselben das experimentum crucis nicht zu erblicken, denn bei der immerhin möglichen Auffassung der Wirkung der K_2HPO_4-Lösung als Hervorrufung des reparabeln chemischen Querschnittes, hat Overton zwei Querschnitte abgeleitet: einen rein chemischen, aber reparabeln, und einen mechanisch-chemischen, irreparabeln. Von diesem Gesichtspunkte aus beweist der Versuch nichts für und nichts gegen die Membrantheorie.

Reines Wasser wirkt auf den Muskel umgekehrt wie Kalisalzlösung ein. Das mit Wasser abgeleitete Ende wird zunächst positiv elektrisch gegen das mit Kochsalzlösung abgeleitete. — Schon du Bois-Reymond hat solchen Versuchen nicht gleichartiger Ableitung des Muskels seine Aufmerksamkeit zugewandt. Systematisch untersucht wurde sie dann für das Wasser von Biedermann, später von Oker-Blom [3]) und Brünings [4]). Die Deutung der Erscheinungen ist schon wegen der Unsymmetrie der Ableitung nicht sehr einfach.

Mit Rücksicht auf das Verhalten der Kolloide und des Aufbaues der Oberfläche des Muskelinhaltes aus Kolloidmembranen hat Höber [5]) eine Reihe von Neutralsalzen sowohl auf Muskeln als auf Nerven einwirken lassen. Er fand nun zunächst beim Muskel einen merkwürdigen Antagonismus (?) der Anionen und Kationen auf ihre stromentwickelnde Eigenschaft. Dabei wirken die untersuchten Kationen in der Reihenfolge: K, Rb_4, Cs, Na, Li, die Anionen in der Reihenfolge Tartrat, SO_4, Acetat, Cl, Br, J, NO_3, SCN stromentwickelnd im Sinne der Negativierung. Sehr stark stromentwickelnd wirkt also Kaliumsulfat, sehr wenig Lithiumrhodanit, bzw. erhält man bei Anwendung des letzteren Salzes einen dem normalen Strom entgegengesetzt gerichteten Strom, es tritt Positivierung ein.

Berücksichtigt man, daß Pauli einen ganz ähnlichen Antagonismus der An- und Kationen bei Ausfallung gewisser Kolloide durch Neutralsalze fand, so liegt es nahe, hier mit Höber an Änderungen der Plasmahautkolloide (Auflockerung oder Verdichtung) durch die genannten Salze bzw. ihre Ionen zu denken.

---

[1]) Die Ausdrücke reparabel und irreparabel ziehe ich den gewöhnlich gebrauchten reversibel und irreversibel vor. Die Diskussion der Gründe würde mich hier zu weit führen. — [2]) Sitzungsber. d. med.-physik. Ges. zu Würzburg, Sitzung v. 15. Dez. 1904. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. **84**, 216, 1901. — [4]) Ebenda **117**, 409, 1907. — [5]) Höber, Zentralbl. f. Physiol. **18**, S. 499, 1904; Derselbe, Pflügers Arch. **106**, 599, 1905; Derselbe, Hofmeisters Beitr. z. physiol. Chem. **11**, 35, 1907.

Um der erwähnten Tatsache gerecht zu werden, daß bei ihrer Stromentwickelung gewisse Kalisalze den Muskel dauernd schädigen[1]), während die Wirkungen anderer Salze sich durch Auswaschen wieder beseitigen lassen, nimmt Höber[2]) verschiedene Gruppen von Kolloiden in der Plasmahaut des Muskels an. Die Ionenreihen für die stromentwickelnde Eigenschaft und die Erhaltung bzw. Vernichtung der Erregbarkeit gehen nach Höber parallel[3]).

Analoge Untersuchungen für die Stromentwickelung des Nerven sind bisher nicht angestellt worden und wegen der S. 824 erwähnten Overtonschen Kautelen auch nicht so einfach.

Höber[4]) untersuchte nun aber den Nerven in bezug auf Erregbarkeit und Färbbarkeit in seinem Verhalten zu Neutralsalzen, und fand für die Erhaltung der Erregbarkeit für die Kationen die Reihenfolge: $K < Rb < NH_4 < Li < Na$, und für die Anionen die Reihenfolge: $J < Br < Cl < SO_4$, H_3PO_4, Tartrat. Er fand nun ferner, daß bei der Einwirkung derjenigen Salze, in deren Lösungen die Erregbarkeit lange konserviert blieb, nur schmale, tief dunkel gefärbte Achsenzylinder mit Toluidinblau erhalten werden können, während nach Einwirkung von Salzen, wie z. B. Kaliumsulfat, die die Erregbarkeit rasch aufheben, der Achsenzylinder gequollen ist und als weniger intensiv gefärbter Strang durch eine mehr oder weniger gefärbte Markscheide läuft. Auch nimmt Höber eine Auflockerung der Erregungskolloide der Plasmahaut an; über analoge Veränderungen während der Erregung des Nerven vgl. S. 929.

Macdonald[5]) hat umfangreiche Messungen über die Änderung der elektromotorischen Kraft der Nerven durch verschieden konzentrierte Lösungen von Chlorkalium und Kaliumhydroxyd angestellt, und zwar meist, nachdem er die Nerven vorher längere Zeit in Wasser gelegt hatte[6]).

Sehr merkwürdig sind einige Versuche, die Straub[7]) über die Einwirkung der Substanz in der Filixsäuregruppe auf ihre stromentwickelnde Eigenschaft beim Muskel angestellt hat. Potentialfreie Sartorien entwickelten nach kurzer Zeit kräftige Ruheströme, wenn ihr unteres Ende in eine entsprechende Lösung tauchte. Diese Versuche (vgl. dieses Handbuch 4, 524) interessieren uns hier weniger als ein anderer, den Straub anstellte. Vergiftete er[8]) nämlich die Frösche mit Filixsäure und präparierte er rasch nach dem Tode die Nerven heraus, so bekam er nach Anlegung eines Querschnittes nur einen sehr geringen Demarkationsstrom, der erst nach einiger Zeit zu seiner normalen Größe anwuchs. Wir hätten hier also ein Analogon zu dem oben erwähnten Overtonschen Versuche. Straub glaubt, sein Resultat mit dem Kohlensäuregehalt der Frösche, die unter kräftigen Muskelkontraktionen zu-

---

[1]) Vgl. v. Frey, Dieses Handb. 4, 527. — [2]) Höber, Physikal. Chem. d. Zelle u. d. Gewebe, 2. Aufl., S. 274 u. 277, Leipzig 1906; Derselbe, Pflügers Arch. 120, 492, 1907. — [3]) Vgl. C. Schwarz, Pflügers Arch. 117, 161, 1907. — [4]) R. Höber, Über den Zusammenhang zwischen Erregbarkeit u. Färbbarkeit peripherer Nerven (Verhandlung d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, S. 419. 77. Versammlg. zu Meran, 24. bis 30. Sept. 1905); Zentralbl. f. Physiol. 19, 390, 1905. — [5]) J. S. Macdonald, The injury Current of Nerve. — [6]) Er findet dabei merkwürdige gesetzmäßige Veränderungen der vom Längsschnitt ableitbaren Potentialdifferenz. Er konnte dieselbe in eine Formel bringen, die der Nernstformel für eine einfache Konzentrationskette sehr analog ist. — [7]) Arch. f. experimentelle Pathologie u. Pharmakologie 48, 1, 1902. — [8]) Ebenda S. 13.

grunde gehen, in Verbindung bringen zu sollen. Erinnert sei in diesem Zusammenhange an eine vereinzelte Beobachtung du Bois-Reymonds [1]), der eine solche „parelektronomische Strecke“ gefunden haben will, daß trotz Anlegung eines Querschnittes der Muskel den normalen Ruhestrom nicht gezeigt haben soll. Bemerkenswert ist hier ferner, daß Alcock [2]) eine narkotisierte Nervenstrecke negativ elektrisch fand (Äther-Chloroform) gegenüber einer nicht narkotisierten; nach den Versuchen von Höber bewirken alle Narkotika bei genügender Konzentration schließlich starke irreparable Negativität des behandelten Muskels bzw. Nerven. Sie wirken dann einfach abtötend.

In einem späteren Abschnitt werden wir sehen, daß noch andersartige Beeinflussung des Nerven solche Negativitäten erzeugt. Starke elektrische Entladungen machen jedenfalls einen elektrischen Querschnitt, der vielleicht stellenweise thermischer Natur ist, aber auch kurz dauernde starke Ströme machen wahrscheinlich kathodische und auch anodische Querschnitte (vgl. S. 944, 956 u. 983).

Degenerierte Nerven sind, auch wenn sie unerregbar geworden, noch lange fähig, den Querschnitt-Längsschnittstrom zu liefern [3]). Wenn Nerven im Tiere durchschnitten werden und ein kurzes Stück, das noch in Verbindung mit seinem Zentralorgane steht, aus der Wunde herausgehoben und abgeleitet wird, so soll nach Gotch und Horsley [4]) der Ruhestrom länger bestehen bleiben, als wenn die ganzen Nerven aus dem Tier herausgeschnitten und untersucht werden, oder auch als wenn das Tier getötet wird. Dabei sind die Autoren der Meinung, daß das herausgehobene Stück praktisch ohne Zirkulation ist. Es muß also von den normalen zentralen Teilen des Nerven aus ein noch nicht ganz klargestellter Einfluß auf die unmittelbar damit zusammenhängende, von der Zirkulation aber getrennte Nervenstrecke gegeben sein.

H. Die zeitliche Entstehung des Längsquerschnittstromes.

Von einer gewissen theoretischen Wichtigkeit ist die Frage nach der ersten Entstehung des Längs-Querschnittstromes, die bisher jedoch nur für den Muskel bearbeitet ist.

Hermann [5]) glaubte mit einem einschlägigen Versuch direkt die du Bois-Reymondsche Molekulartheorie widerlegen zu können. Er argumentierte dabei folgendermaßen: Handelt es sich bei der Anlegung eines Querschnittes nicht nur um ein Bloßlegen elektromotorisch wirksamer Flächen, sondern um Entstehung einer solchen, so darf der Strom nicht im strengen Sinne plötzlich vorhanden sein, sondern er muß eine wenn auch kleine Entwickelungszeit brauchen. Er bediente sich zu seinen Versuchen eines von ihm konstruierten Fall-Rheotoms. Ein fallendes Gewicht ritzte den Sehnenspiegel der Achillessehne eines Gastrocnemius und schloß einige Zeit nach dem Beginn des Streifens für bestimmbare Momente einen Bussolstrom. Man erhielt eine gewisse Ablenkung des Galvanometers. Wurde jetzt das Gewicht nochmals

---

[1]) Gesammelte Abhandlungen 2, 194. Veit & Co., Leipzig 1877. — [2]) Alcock, Proc. Roy. Soc. 77, 267—283, 1906. — [3]) M. Schiff, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiol. 1858/59, S. 69. — [4]) F. Gotch u. V. Horsley, On the mammalian nervous System, Philos. Transact. 182b, 267, 1891. — [5]) L. Hermann, Untersuchungen über die Entwickelung des Muskelstromes, Pflügers Arch 15, 191, 1877.

fallen gelassen und also auf dieselbe kurze Zeit der Bussolstrom geschlossen, so erhielt man eine bedeutend größere Ablenkung. Aus diesen beiden Werten berechnete Hermann eine reduzierte Entwickelungszeit des Demarkationsstromes, die er zu $^4/_{100}$ Sekunde veranschlagte.

Ähnliche Ergebnisse erhielt derselbe auch, wenn er durch eine Flobertkugel den Muskel anschoß und die Einwirkung auf die Bussole durch Durchschießen von Drähten regulierte. Endlich quetschte er plötzlich eine Muskelstrecke in toto ebenfalls mit Hilfe seines Fallapparates und konnte auch auf diesem Wege, wie er glaubte, eine Entwickelungszeit des Demarkationsstromes nachweisen [1]).

Unter den Resultaten Hermanns ist noch besonders hervorzuheben, daß Kälte die Entwickelung des Demarkationsstromes zu verlangsamen schien. Garten [2]) nahm mit dem Capillarelektrometer an Stelle der Bussole die Untersuchungen wieder auf. Er verletzte in ähnlicher Weise den vorher fixierten Muskel wie bei Hermann, wobei aber der Moment der Verletzung auf der photographischen Platte selbst sich vermerkte. Auch er trat für eine Entwickelungszeit des Muskelstromes ein. Bernstein [3]), der allerdings in ganz anderer Form wie du Bois-Reymond die Präexistenztheorie vertritt, suchte mit Tschermak den Beweis zu führen, daß die von Hermann und Garten angenommene Zeit der Stromentwickelung jedenfalls in Wirklichkeit viel kleiner sei. Schon Hermann hatte versucht, mit vergoldeten Messern den Querschnitt herzustellen, aber diese Messer nicht genügend unpolarisierbar gefunden [4]). Bernstein benutzte nun ein Messer bzw. einen Zahn aus Knochensubstanz und gelangte, freilich infolge inkorrekter Deutung seiner Kurven, zu dem Resultat einer fast momentanen Entwickelung des Stromes. Garten [5]) wiederholte mit demselben Instrument die Versuche von Bernstein und Tschermak und kam zu anderen Resultaten. Allerdings verkürzte sich nunmehr auch bei ihm wiederum die scheinbare Entwickelungszeit des ruhenden Muskelstromes. Doch fand Garten, wie in seinen früheren, so auch in seinen jetzigen Versuchen in Übereinstimmung mit Hermann, daß die Entwickelungszeit eine deutliche Verlängerung durch Kälte zeigt. Diesen Versuchen Gartens gegenüber macht nun Bernstein [6]) darauf aufmerksam, daß der Zahn eine richtige Querschnittsableitung nicht sofort erlaubt, daß der Muskel zunächst durchgequetscht wird und erst nachher die Faserquerschnitte sich in richtiger Weise anlegen. Vollkommen geschieht das letztere sogar nach Bernstein erst, wenn man den Zahn wieder entfernt und von neuem anlegt. Seine frühere Behauptung des fast momentanen Entstehens des Längs-Querschnittstromes nimmt Bernstein zurück, ist aber dafür, daß sich eine längere Entwickelungszeit als $1^1/_2$ Tausendstel Sekunden nicht sicherstellen lasse. Die Frage, ob also der Muskelstrom sofort mit der Verletzung entsteht oder nicht, muß daher als noch nicht völlig geklärt betrachtet werden. — Setzen

---

[1]) Vgl. die Einwände du Bois-Reymonds, Gesammelte Abhandlungen 2, 591. — [2]) Abhandlungen d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., 26, 331, 1901; Arch. f. d. ges. Physiol. 105, 291, 1904. — [3]) Arch. f. d. ges. Physiol. 103, 67, 1904. — [4]) Heutzutage dürfte mit elektrolytisch bereiteten Silber-Chlorsilber-Elektroden ein solches Unterfangen auch mit Metall möglich sein. — [5]) Garten, Pflügers Arch. 105, 291, 1904. — [6]) Pflügers Arch. 113, 605, 1906; man vgl. das Referat von Garten, Zentralbl. f. Physiol. 1906, S. 673.

wir für einen Augenblick den Fall, es stehe diese Entwickelungszeit über jeden Zweifel fest, so wird damit immer noch nicht gegen die Präexistenzfrage, bzw. — bei dem heutigen Stande der Frage — gegen die Wirksamkeit der Längsschnittoberfläche der Faser entschieden. Es könnte ja im ersten Moment der angelegte Querschnitt eine elektromotorische Wirksamkeit dem Ruhestrom entgegengesetzt besitzen und diese elektromotorische Wirksamkeit in kurzer Zeit erst verschwinden und beim definitiven ruhenden Muskelstrom der Potentialsprung im Querschnitt Null sein. Die Frage, ob die elektromotorische Wirksamkeit im wesentlichen dem obigen Schema C oder D entspricht, hat eine große Ähnlichkeit mit der Frage, wo im Daniellschen Element die Hauptpotentialsprünge stattfinden. Vielleicht ist noch manches Experiment erforderlich, bis die Frage wirklich einwandfrei geklärt ist, wenn dies überhaupt möglich erscheint. Am Nerven liegen einschlägige Versuche noch nicht vor.

J. Über die Rolle der Membranen für die Erklärung der Ruheströme.

Schon du Bois-Reymond[1]) hat sich eingehend mit den Flüssigkeitsketten beschäftigt, offenbar in der stillen Hoffnung, aus den Resultaten Erklärungsversuche für die elektrischen Erscheinungen in den Geweben ableiten zu können; indessen elektromotorische Kräfte von der Größenordnung, wie wir sie im ruhenden Muskelstrom tatsächlich beobachten, lassen sich nur dann erzielen, wenn man zu Flüssigkeitskombinationen seine Zuflucht nimmt, die jedenfalls den Verhältnissen im Muskel nicht entsprechen. Zwar ist es theoretisch denkbar, daß man auch ohne Annahme eines von Wasser verschiedenen Lösungsmittels rein formal jeden beliebigen Potentialsprung in dünneren Schichten erhalten kann, wenn man Ionen mit beliebig kleinen Wanderungsgeschwindigkeiten — man denke etwa an komplizierte Eiweißionen u. dgl. — annehmen dürfte. Eine einfachste Flüssigkeitskette, z. B. bestehend aus 0,1 n-Chlorkalium und zwei hypothetischen, gleich konzentrierten, binären einwertigen Elektrolyten, liefert, wenn man über die Wanderungsgeschwindigkeiten ganz beliebig frei verfügen kann, bei Anwendung der Planckschen Formeln jeden beliebigen Potentialsprung. Übertragen auf physiologische Verhältnisse, würde das mit der Annahme identisch sein, daß irgend welche, aber im übrigen wässerige Schichten merklich frei von gewöhnlichen Ionen, dafür aber mit unbekannten Ionen erfüllt seien. Solche Annahmen bieten aber handgreifliche Bedenken dar, und es ist die allgemeinste Flüssigkeitskette, die auch verschiedene Lösungsmittel enthält, für die Erklärung physiologischer Vorgänge geeigneter als eine Flüssigkeitskette, die nur mit Ionengeschwindigkeiten in wässeriger Lösung rechnen muß. Man kann Ketten, bei denen überall dasselbe Lösungsmittel obwaltet, monophasische Flüssigkeitsketten nennen. Die diphasischen Flüssigkeitsketten wären dann solche, bei denen zwei nicht mischbare oder nur begrenzt mischbare Lösungsmittel vorhanden sind. Man kann sie diphasische, oder wenn mehrere Lösungsmittel (Membranen) vorhanden sind, polyphasische Ketten nennen. Ein Mittelweg zwischen den monophasischen und den polyphasischen Ketten sind dann

[1]) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen 2, 261.

solche, bei welchen durch Nichtelektrolytzusätze die Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen und Dissoziationszustände der Elektrolyte geändert werden. Doch sind solche Ketten nur von geringer elektromotorischer Kraft und ebenfalls weniger geeignet, zur Erklärung der Erscheinungen am Tierkörper herangezogen zu werden, als die Annahme polyphasischer Elektrolytketten in den Geweben.

Die Rolle solcher Membranen liegt zum Teil darin, daß an der Grenzfläche zwischen Membran und nächstem Lösungsmittel Potentialsprünge auftreten, die nach Nernst[1]) und Riesenfeld[2]) in der Verschiedenheit der Verteilungskoeffizienten zwischen den beiden Lösungsmitteln für den Elektrolyten und seine Ionen ihren Grund haben. Ich[3]) habe die hierin gelegene elektromotorische Kraft kurz die diphasische elektromotorische Kraft der Flüssigkeitskette genannt. In einfachen Fällen, wie wir gleich einen solchen betrachten wollen, spielt diese elektromotorische Kraft keine Rolle, da sie in beiden Grenzflächen der Membran vorhanden, von gleicher Größe und entgegengesetzt gerichtet ist[4]). Den Lesern vertrauter dürfte die zweite Art elektromotorischer Kräfte sein, die man als osmotische oder diffusionselektromotorische Kräfte bezeichnen kann, zu deren Auftreten[5]) eine solche Membran Veranlassung gibt und die im allgemeinen darin begründet ist, daß die Wanderungsgeschwindigkeiten in einer solchen Membran verschieden sind von den Wanderungsgeschwindigkeiten im angrenzenden Lösungsmittel. Auch spielt der Umstand eine Rolle, daß der Dissoziationsgrad eines Elektrolyten in der Membran ein wesentlich anderer sein kann als in der benachbarten wässerigen Lösung. Der Einfachheit halber sehen wir von diesem Umstand für das Folgende ab. Nun läßt sich zwar theoretisch die Möglichkeit nicht leugnen, daß die Wanderungsgeschwindigkeit in einer solchen Membran erheblich größer wird als in der wässerigen Lösung. Im allgemeinen aber wird die Wirkung der Membran, wenn sie überhaupt im angedeuteten Sinne vorhanden ist, die sein, daß die Wanderungsgeschwindigkeiten verkleinert werden, aber für die verschiedenen Ionen in sehr verschiedenem Maße. Im Grenzfall wird die Wanderungsgeschwindigkeit für eine bestimmte Ionenart so klein, daß sie praktisch als Null betrachtet werden kann und wir kommen auf diese Weise zur Vorstellung der semipermeablen Membran. Die Annahme derselben erscheint hier als die spezielle Konsequenz der Nernst-Riesenfeldschen Anschauung. Ihr Wesen und ihre Bedeutung als solche ist klar gegeben; aber auch als wir diese präzise Vorstellung noch nicht hatten, hat Ostwald[6]) die Bedeutung der halbdurchlässigen Membranen für die Elektrophysiologie scharf betont und sie ganz allgemein für geeignet erklärt, alle tierisch elektrischen Er-

---

[1]) Nachrichten v. d. Ges. d. Wiss. in Göttingen, math.-physik. Kl. 1899, Heft 1, S. 104. — [2]) Riesenfeld, Über elektrolytische Erscheinungen und elektromotorische Kräfte an der Grenze zweier Lösungsmittel, Inaug.-Diss. Göttingen 1901. Vgl. Drudes Annalen **8**, 600 u. 609, 1902; vgl. Luther, Zeitschr. f. physik. Chem. **19**, 537. — [3]) M. Cremer, Über die Ursache der elektromotorischen Eigenschaften der Gewebe, zugleich ein Beitrag zur Lehre von den polyphasischen Elektrolytketten, Zeitschr. f. Biol. **47**, 562, 1906. — [4]) Soeben erhalte ich Haber und Klemensiewicz, „Über elektrische Phasengrenzkräfte" (Zeitschr. f. physik. Chem. **67**, 385, 1909). Ich bedauere auf diese theoretisch und experimentell höchst wichtige Arbeit, zu der meine Versuche an Glasketten (l. c.) die Anregung gegeben haben, nicht mehr näher eingehen zu können. — [5]) In der Art, daß die Kombination nach außen elektromotorisch wirksam wird. — [6]) Zeitschr. f. physik. Chem. **6**, 80, 1890.

scheinungen zu umfassen. Er sagt: „Es ist vielleicht nicht zu gewagt, schon hier die Vermutung auszusprechen, daß nicht nur die Ströme in Muskeln und Nerven, sondern namentlich auch die rätselhaften Wirkungen der elektrischen Fische durch die hier erörterten Eigenschaften der halbdurchlässigen Membranen ihre Erklärung finden werden."

Ich bemerke ausdrücklich, daß Nernst[1]) nicht unrecht hat, wenn er hervorhebt, daß zwischen der Ostwaldschen Auffassung und der seinigen der halbdurchlässigen Membran erhebliche Differenzen bestehen. Trotzdem glaube ich daran festhalten zu müssen, daß Ostwald als der eigentliche Vater der Membrantheorie zu betrachten ist. Ob die Nernst-Riesenfeldsche Anschauung für die Vorgänge in der unmittelbaren Grenzfläche die allein mögliche ist, ist ja nicht sicher, und ob daher die oben erwähnten, für die ganze Kette sich in gewöhnlichen Fällen heraushebenden, von Nernst auf die Teilungskoeffizienten basierten elektromotorischen Kräfte tatsächlich so abzuleiten sind, bleibt immerhin fraglich. Man vergleiche hierüber: R. Malmström, Zeitschr. f. Elektrochem. **11**, 797, 1905; Derselbe, Versuch einer Theorie der elektrolytischen Dissoziation unter Berücksichtigung der elektrischen Energie. Dissert., Berlin 1905; Derselbe, Annal. d. Phys. **18**, 413, 1905. E. Baur, Zeitschr. f. Elektrochem. **11**, 936, 1905 u. Ebenda **12**, 725, 1906 (vgl. Haber, l. c.).

Ostwald hatte zahlenmäßige Angaben nicht gemacht. Der erste, der versuchte, direkt die Formeln von Nernst für die Erklärung der Ruheströme heranzuziehen, war Tschagowetz[2]). Seine erste Mitteilung war weniger geeignet, als Grundlage für die Erklärung zu dienen. Er hatte in derselben der Rolle der semipermeablen Membranen nicht gedacht. Wie weit er in den beiden Abteilungen seines russisch geschriebenen Buches dieselbe genügend berücksichtigt hat, gedenke ich bei anderer Gelegenheit einmal zu erörtern; ich verweise den Leser auf seine Mitteilung in der Zeitschrift für Biologie. Korrekter waren die Vorstellungen Oker-Bloms[3]), Macdonalds[4]), Bernsteins[5]), Brünings[6]), Cybulskis[7]), Galeottis[8]); im Zusammenhange mit ihnen mögen die Arbeiten von Strong[9]), Straub[10]) und namentlich von Jaques Loeb[11]) erwähnt werden. Aber alle diese Autoren haben die präzise Vorstellung der semipermeablen Membran doch nicht entwickelt.

Wir haben mehrere theoretische Möglichkeiten diskutiert, wie solche Membranen näher wirken können; dabei sei die Betrachtung auf solche Fälle beschränkt, in welchen die oben erwähnten diphasischen elektromotorischen

---

[1]) Pflügers Arch. **122**, 275, 1908. — [2]) Tschagowetz, Journ. d. russ. physik.-chem. Ges. **28**, 657, 1896; vgl. Derselbe, Betrachtung der elektr. Erscheinungen in tierischen Geweben vom Standpunkte der neuen physik.-chem. Theorien, Petersburg 1903; Derselbe, Zeitschr. f. Biol. **50**, 247, 1907. — [3]) Pflügers Arch. **84**, 191, 1901. — [4]) Proc. Roy. Soc. 1900, p. 67. — [5]) Pflügers Arch. **92**, 521, 1902; Naturwiss. Rundschau, 19. Jahrg., Nr. 16 (S.-A.), 1904; man sehe auch Bernstein u. Tschermak, Pflügers Arch. **103**, 7, 1904, und Sitzungsber. d. preuß. Akad. 1904, physik.-math. Kl., S. 301. — [6]) Pflügers Arch. **98**, 241, 1903; **100**, 367 u. Nachtrag; Ebenda **101**, 201, 1904; Ebenda **117**, 409, 1907. — [7]) Bull. de l'Académie des Sciences de Cracovie 1903, p. 622; vgl. Cybulski u. Dunin-Borkowski, Ebenda 1909, p. 660 (w. d. K.). — [8]) Galeotti, Zeitschr. f. allgem. Physiol. **6**, 99, 1906. — [9]) Journ. of Physiol. **25**, 427—442. — [10]) Arch. f. exper. Pharm. u. Pathol. **48**, 15. — [11]) Amer. Soc. of Naturalist, 29. Dez. 1897; Univ. of Calif. Publ. Physiol. **3**, No. 2, p. 9—15, 30. Dez. 1905. Von neueren Abhandlungen vgl. man J. Loeb: Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, S. 148, Leipzig 1906; Derselbe, Pflügers Arch. **116**, 193, 1907. Vgl. Boruttau, Die Elektrizität in der Medizin **1**, 462, herausgegeben von Koranyi u. Richter, Leipzig 1907. Tschachotin, Pflügers Arch. **120**, 593, 1907.

Kräfte entweder Null sind, oder sich gegenseitig aufheben, so daß wir nur die einfachen osmotischen oder diffusionselektromotorischen Kräfte zu erwähnen haben. Wir haben also zunächst den folgenden einfachen Fall A: „Einfache semipermeable Membran" zwischen zwei verschiedenen gleichkonzentrierten wässerigen Lösungen einwertiger binärer Elektrolyte.

Man denke sich: Elektrolyt 1 in Lösungsmittel 1 — Lösungsmittel 2 — Elektrolyt 2 wiederum in Lösungsmittel 1.

Beispiel: Chlorkalium in Wasser — Phenol — Bromnatrium in Wasser. Welche elektromotorischen Kräfte treten in dieser Kombination auf?

Es sind dies im wesentlichen drei.

1. An der Grenzfläche des Mediums zwischen Elektrolyt 1 in Lösung 1 und dem zweiten Lösungsmittel. Der hier vorhandene Potentialsprung hat mit Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen nichts zu tun und beruht (nach Nernst-Riesenfeld) lediglich auf einem verschiedenen Teilungsverhältnis der Ionen des Elektrolyten 1 in den beiden Lösungsmitteln.

2. Die zweite elektromotorische Kraft beruht auf osmotischen Wirkungen der beiden Elektrolyten im zweiten Lösungsmittel und stellt in diesem eine einfache Flüssigkeitskette (Diffusionskette) dar, auf die die Nernst-Planckschen Formeln anwendbar sind.

3. Die dritte Potentialdifferenz liegt an der Grenze des zweiten Lösungsmittels gegen das dritte, oder, wie wir hier voraussetzen, gegen das erste in dem Elektrolyt 2 gelöst ist, und beruht (nach Nernst-Riesenfeld) wie 1 auf der Verschiedenheit der Teilungskoeffizienten der Ionen[1]).

Diese erste und dritte Potentialdifferenz fällt nach der oben getroffenen vereinfachten Annahme für uns weg und es bleibt nur die zweite übrig. Diese zweite genügt schon, um beliebige Potentialsprünge zu erklären und man könnte allein auf ihr fußend den Versuch machen, eine Theorie der bioelektrischen Ströme zu liefern. Eine andere Frage ist es natürlich, ob dieser einfachste Fall tatsächlich irgendwie verwirklicht ist und ob nicht vielmehr die weiteren zu besprechenden Möglichkeiten eher in Frage kommen. Soviel ist aber sicher, daß, wenn dieser einfachste Fall schon in einem gewissen Sinne beliebige Potentialsprünge möglich erscheinen läßt, daß dies von der allgemeinsten polyphasischen Flüssigkeitskette in viel höherem Maße gelten muß.

Vereinfachen wir unsere Annahmen noch weiter dahin, daß überall dieselbe molare Konzentration herrschen möge, so läßt sich nach der Planckschen Formel für die elektromotorischen Kräfte der ganzen Kombination der Ausdruck in Volt angeben:

$$\pi = 0{,}0577 \, log_{10} \frac{u_1 + v_2}{u_2 + v_1} \text{ für } 18^0 \text{ C},$$

wobei $u_1 v_1$, $u_2 v_2$ die Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen in der Membran darstellen. Kann man jetzt über diese frei verfügen, so ist es klar, daß der Ausdruck

$$log_{10} \frac{u_1 + v_2}{u_2 + v_1}$$

rein mathematisch gesprochen jeden positiven oder negativen Wert annehmen

[1]) Von einer vierten bzw. vierten und fünften Potentialdifferenz, wenn man die Kette zum Kreise schließt, sehe ich hier der Einfachheit halber ab.

kann. Da die Dicke der Membran in die Formel gar nicht eingeht, so ist einstweilen gar keine Grenze anzugeben, bei der die Formel nicht mehr zulässig wäre. Es können also mikroskopische, vielleicht auch ultramikroskopische Membranen zwischen verschiedenen, aber gleich konzentrierten Elektrolyten alle in der Elektrophysiologie bekannten Werte der Potentialdifferenzen bewirken. Das ist auch dann noch der Fall, wenn $v_1 = v_2$, also beiderseits gemeinschaftliches Anion (oder auch beiderseits gemeinschaftliches Kation) angenommen wird.

Bezüglich der möglichsten Dünne solcher Schichten sei an die Versuchsresultate von Oberbeck[1]) erinnert, der gefunden hat, daß Schichten Zink [die Bedenken von Nernst[2]), siehe dessen Lehrbuch] von einigen $\mu\mu$ Dicke genügen, um ein Platinstück genau so elektromotorisch wirksam erscheinen zu lassen wie eine Zinkplatte, also Dimensionen, die nahe der Grenze des Ultramikroskopischen gegen das Amikroskopische liegen[3]). Auch führen meine Versuche mit Glasketten (l. c.) durchaus zu der Vermutung, daß die Schichtendicke wirksamer polyphasischer Elektrolytketten stellenweise ganz minimal werden kann. Wie ich a. a. O. ausgeführt habe, führt nun auch die andere Annahme, daß nämlich der obere Potentialsprung $2 = 0$ sei, dafür aber 1 und 3 in Betracht kommen, ebenfalls dazu, jeden beliebigen in der Elektrophysiologie beschriebenen Potentialsprung zu erklären. Man kann also ohne weiteres schließen, daß ganz allgemein eine „semipermeable" Membran in unserem Sinne zwischen zwei verschiedenen Lösungen jeden beliebigen Potentialsprung erklärt, wenn die in Betracht kommenden Konstanten willkürlich gewählt werden können.

Es sei jetzt noch auf ein Prinzip hingewiesen, das gestattet, in ähnlicher Weise durch Schichten von sehr geringer Dicke zwischen gleichen Lösungen jeden beliebigen Potentialsprung zu konstruieren. Man braucht nämlich zu diesem Zweck nur zwei Membranen anzunehmen, die zwischen sich den Elektrolyten 2 enthalten, während auf den beiden anderen Seiten derselben sich der Elektrolyt 1 befindet. Nur muß man dann die Membran II gewissermaßen umgekehrt beschaffen sein lassen wie die Membran I, so daß, um den einfachsten Fall zu nehmen, zwischen Lösung II und Lösung I durch die erste Membran der entgegengesetzte Potentialsprung erzeugt wird, wie zwischen Lösung II und Lösung I durch die zweite Membran.

Ich will diese Vorstellung die „Doppelmembrantheorie" nennen. Nämlich auch eine solche Doppelmembran [wenn man will dreifache[4]) Membran] kann möglicherweise immer noch als auch gegen mikroskopische Dimensionen klein angenommen werden. Wir erhalten mit ihrer Hilfe den Satz: „Daß eine semipermeable Doppelmembran jeden bei den bioelektrischen Strömen gegebenen Potentialsprung auch dann hervorrufen kann, wenn sie beiderseits von gleichen Elektrolytlösungen bespült ist."

Wir wollen jetzt noch einen zweiten, in gewissem Sinne noch einfacheren Fall besprechen, der als Doppelmembran zwar weitgehend zur Erklärung tierisch-elektrischer Erscheinungen herangezogen werden könnte, als einfache

---

[1]) Wiedemanns Annalen **31**, 337, 1887. — [2]) S. 391. — [3]) Zsigmondy, Zur Erkenntnis der Kolloide, 1905. — [4]) Auf den ebenfalls sehr interessanten Fall, daß die beiden semipermeablen Membranen unmittelbar aneinandergrenzen, will ich hier nur kurz hinweisen.

Membran aber nur in sehr beschränktem Maße zur hypothetischen Erklärung verwandt werden kann.

Haben wir rechts und links von einer einfachen semipermeablen Membran den gleichen Elektrolyten in gleicher Konzentration, so ist selbstverständlich eine Potentialdifferenz zwischen den beiden so geschiedenen Flüssigkeiten nicht möglich. Das ist erst denkbar, wenn eine Konzentrationsdifferenz vorhanden ist. Aber auch dann fallen für die Rechnung bei idealen Lösungen die Potentialsprünge an den Grenzflächen der semipermeablen Membran weg, die diphasischen elektromotorischen Kräfte unserer Flüssigkeitskette, indem sie zwar vorhanden, aber von entgegengesetzten Vorzeichen und numerisch gleich sind. Wir erhalten demnach, wenn u und v die Wanderungsgeschwindigkeit des Elektrolyten in der Membran bezeichnen, als elektromotorische Kraft der Kombination:

$$\pi = \frac{u - v}{u + v} 0{,}0577 \cdot log^{10} \cdot \frac{c_2}{c_1} \text{ Volt.}$$

Läßt man in dieser Form v sehr klein werden, so bekommt man eine für das betreffende Ion undurchlässige Membran. Nimmt man als Elektrolyt der Einfachheit halber einen solchen an, dessen beide Ionen in wässeriger Lösung gleich schnell wandern, so kann man die Kette durch eine beliebige Lösung eben desselben Elektrolyten schließen, ohne daß neue Potentialsprünge auftreten. Das wäre z. B. beim Chlorkalium annähernd der Fall. Aber um nun für ein tierisches Gewebe eine elektromotorische Kraft von der Größenordnung, z. B. des Nervenstromes des Hechtolfaktorius, zu erhalten, müßte man annehmen, daß die Elektrolytkonzentration außen und innen um das Achtfache verschieden sei.

Nun ist es aber kaum angängig, z. B. im Innern des Achsenzylinders, wie es Macdonald getan hat, eine Elektrolytkonzentration anzunehmen, die einer 2,6 proz. Chlorkaliumlösung entspricht. Es ist daher dieses einfachste Beispiel wenig geeignet, als Grundlage einer Theorie der bioelektrischen Ströme zu dienen. Leichter wäre es schon, mit Hilfe der Doppelmembran auch hier die Erscheinungen zu erklären, denn es könnte ja sehr wohl der ganze Raum, den diese Doppelmembran ausfüllt, von ultramikroskopischer Dicke sein, und in ultramikroskopisch dünnen Schichten würde es viel weniger Bedenken einflößen, starke Abweichungen von dem gewöhnlichen Aschengehalt der Organe zu postulieren. Der Vorteil, den hier die spezielle Formulierung der Doppelmembrantheorie bietet, erhellt ferner, wenn man bedenkt, welche minimalen, stofflichen Vorgänge (ich denke hier vornehmlich an die Aktionsströme) im Innern einer solchen Doppelmembran große Effekte nach außen hervorbringen können. Man denke z. B. an Wallers Theorie der Kohlensäureproduktion bei der Tätigkeit des Nerven (vgl. S. 810, 815 u. 946).

Weitere Fälle, die für die Erklärung der bioelektrischen Erscheinungen von besonderer Wichtigkeit sind, werden dadurch gegeben, daß ein geringfügiger Gehalt eines Elektrolyten an einem zweiten auf einer Seite der semipermeablen Membran gegeben ist und dieser zweite Elektrolyt in der Membran besonders leicht löslich ist. Auch dann lassen sich alle Potentialsprünge erklären, die tatsächlich beobachtet werden. Wegen dieses und einiger anderer Fälle muß ich auf meine Originalabhandlung verweisen. Das hervorragendste

Resultat ist, daß sämtliche tierisch-bioelektrischen Erscheinungen als durch Elektrolytketten bedingt betrachtet werden können.

Manche Autoren nehmen heute an, daß der Ruhestrom der Organe nur in beschränktem Maße an den lebenden Zustand gebunden ist, und daß nur insofern, als im Tode die Zusammensetzung der Organe und damit schließlich der semipermeablen Membran sekundär alteriert wird, der Ruhestrom gestört wird.

Waller[1]) betrachtet etwa 80 Proz. des Ruhestromes als Konzentrationsstrom und etwa 20 Proz. als durch Erregung bedingt, während Gotch und früher Hering und Biedermann den Demarkationsstrom als eine Art Erregungsphänomen auffassen.

Indessen hat Hering, der am meisten auch beim Ruhestrom physiologische Prozesse beteiligt sein ließ, neuerdings sich durch Garten[2]) dahin ausgesprochen, „daß man annehmen könnte, daß die letzten Zerfallsprodukte bei der Dissimilation allein elektromotorisch wirksam wären“.

Durch diese Einschränkung der Heringschen Assimilierungs- und Dissimilierungshypothese hat dieselbe für unsere Frage an aktueller Bedeutung verloren. Wohl ist auch noch heute die Vorstellung der antagonistischen Prozesse (anabolische, katabolische), die den Lebenserscheinungen und damit namentlich auch den Vorgängen im Nerven bei seiner Tätigkeit zugrunde liegen, durchaus nicht von der Hand zu weisen. Ich selbst habe einmal einen Versuch gemacht im Anschluß an Hering, ein Bild für den Leitungsvorgang im Nerven zu gewinnen. Der didaktische und heuristische Wert der Heringschen Vorstellung ist gewiß nicht zu verkennen; verdanken wir doch unter anderem dieser Theorie die Aufdeckung der positiven Nachschwankung (vgl. S. 902). Aber angesichts der zitierten Einschränkungen glaube ich, mich mit einem Hinweis auf die berühmte Abhandlung von Hering begnügen zu müssen. (Hering, Lotos **9**, N. F., S. 36 f., 1889.)

Es ist nicht leicht einzusehen, warum nicht ein völliger Austausch der wirksamen Ionen innerhalb und außerhalb der Faser während des Lebens stattfindet. Wahrscheinlich sind hier noch unbekannte Umstände im Spiele, die bewirken, daß die mittlere Konzentration konstant bleibt. Denn wenn auch die Diffusionsgeschwindigkeit, die dem Quotienten aus dem Produkt der Wanderungsgeschwindigkeiten und ihrer Summe proportional bleibt, sich der Null nähert, absolut Null könnte sie doch wohl nicht sein. Wie aber auch die Verhältnisse beim Ruhestrom gelegen sein mögen, eines muß jedenfalls betont werden: die Aktionsströme sind nicht befriedigend zu erklären, wenn man nicht außer den mehr stationären Zuständen der Zelle auch gewisse mit ihrem Auftreten wesentlich verbundene Prozesse annimmt, die jedenfalls ganz anderer Art sind als die reversiblen der Verbindung zwischen Lösungsmittel und Ion. Diese Prozesse schaffen entweder neue Elektrolyte resp. Ionen oder ändern die Lösungsmittel.

In ein einfaches Schema lassen sie sich aber bei dem heutigen Stand unseres Wissens ohne Rest nicht zwingen. Sofern man aber von diesen indirekten Prozessen als Ionen oder Lösungen schaffenden bzw. verändernden absehen kann, glaube ich, daß auch die Aktionsströme in jedem Momente zur Erklärung keine anderen elektromotorischen Kräfte erheischen als diejenigen, die auch bis jetzt in der polyphasischen allgemeinsten Elektrolytkette als wirksam anerkannt sind.

Aus Versuchen am elektrischen Organ von Torpedo glaubte Bernstein, was gleich hier erwähnt werden möge, den Beweis erbringen zu können, daß es sich zunächst in diesem elektrischen Organ, dann aber auch weiterhin bei allen tierisch-

---

[1]) Waller, Kennzeichen des Lebens, S. 189, 1905. (Übersetzt von E. O. und R. du Bois-Reymond.) — [2]) Garten, Physiologie der marklosen Nerven 1903, S. 87; Biedermann, Ergebn. d. Physiol. II, **2**, 173, 1902.

elektrischen Erscheinungen um Konzentrationsketten („Ketten“ im weitesten Sinne) handeln müsse, die im bzw. vor dem Momente des Schlages durch die eigentliche physiologische Tätigkeit des Organs erst erzeugt werden. Wie weit die von Bernstein in Verbindung mit Tschermak[1]) beobachteten Tatsachen diesen Beweis wirklich enthalten, kann ohne näheres Eingehen auf den elektrischen Fischschlag selbst hier nicht diskutiert werden. Es muß daher auch hier der einfache Hinweis genügen (vgl. S. 866).

VII. Die einfache Negativitätswelle des Nerven.

A. Die Erscheinungen am markhaltigen Nerven.

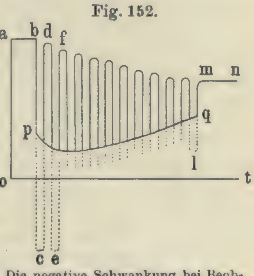
1. Ablauf der Negativitätswelle beim Froschischiadicus.

a) Historisches, induzierte Zuckung.

Während du Bois-Reymond beim ruhenden Muskelstrom mit Matteucci die Ehre der Entdeckung teilen muß, verdankt die Wissenschaft die „negative Schwankung“ einzig und allein dem ersteren. Dieselbe verläuft in prinzipiell gleicher Weise beim Muskel und Nerven.

Tötet man z. B. durch Eintauchen in heißes Wasser das untere Ende eines Frosch-Gastrocnemius ab und verbindet das obere Ende und das abgetötete mit irgend einem empfindlichen Galvanometer, so bekommt man einen dem Ruhestrom entsprechenden Ausschlag. Reizt man jetzt den Nerven, so geht der Ausschlag des Galvanometers zurück — der Ruhestrom erleidet, wie sich du Bois-Reymond ausdrückt — eine negative Schwankung. Ganz in gleicher Weise — man braucht dazu nur ein empfindlicheres Galvanometer — läßt sich am Froschischiadicus der Effekt der Reizung zeigen.

Fig. 152.



Die negative Schwankung bei Beobachtung mit dem Galvanometer.

Schon alsbald warf du Bois-Reymond die Frage auf, ob es sich bei diesem Rückgang der Nadel um einen kontinuierlichen oder einen diskontinuierlichen Vorgang handle, ob der Vorgang, der in seinem groben Verlauf durch die ausgezogene Kurve *bpom* der obenstehenden Fig. 152[2]) dargestellt wird, nicht in Wirklichkeit denjenigen Verlauf zeige, den die Punktierungen andeuten. Schon du Bois-Reymond wußte darauf eine Antwort, indem er die „Zuckung ohne Metalle“ in derjenigen Form anwandte, die Matteucci entdeckt und induzierte Zuckung genannt hatte. Legt man einen quer durchschnittenen Gastrocnemius des Frosches an ein zweites Nervmuskelpräparat so an, daß der Nerv den Längs- und Querschnitt des Muskels berührt, so zuckt das zweite Präparat jedesmal, wenn das erste gereizt wird, und was das Wichtige ist: bei tetanischer Reizung des ersten verfällt auch das zweite in Tetanus. du Bois-Reymond erkannte den Grund dieser Zuckungen in der negativen Schwankung und nannte sie sekundäre Zuckung, und er führt mit Recht den sekundären Tetanus als den Beweis für die diskontinuierliche Natur der negativen Schwankung bei tetanischer Reizung des

[1]) Pflügers Arch. 112, 439, 1906. — [2]) Hermann, Handb. d. Physiol. I, 1, 204.

Muskels an, da ja sonst das sekundäre Präparat nur am Anfang und Ende der tetanischen Reizung zucken wird.

Besonders elegant zeigt sich die sekundäre Zuckung vom Muskel aus am freigelegten Herzen, auch am völlig unversehrten (Köllicker und H. Müller[1]).

Am Nerven wollte der analoge Versuch längere Zeit nicht gelingen, und erst Hering[2]) hatte hier unzweifelhaften Erfolg.

Schon du Bois-Reymond hatte scheinbar sekundäre Zuckung und sekundären Tetanus vom Nerven aus erhalten, bei denen es sich unzweifelhaft um Reizung des zweiten Nerven durch die elektrotonischen, nicht aber durch die Aktionsströme des ersten handelt. Besonders bemerkenswert ist die von ihm entdeckte „paradoxe Zuckung".

Reizt man nämlich einen der beiden Äste, in welche sich der Ischiadicus beim Frosch spaltet, entweder den *Nervus peroneus* oder den *Nervus tibialis*, am besten mit unterbrochenen Kettenströmen, so sieht man auch die vom anderen Aste versorgten Muskeln in kräftigen Tetanus verfallen, auch wenn der Ischiadicus im übrigen frei präpariert und oben durchschnitten ist, so daß also Reflexe völlig ausgeschlossen sind[3]). Unter den Bedingungen, unter denen du Bois-Reymond arbeitete, hat es sich hier nicht um Erregung benachbarter Nervenfasern durch die Aktionsströme gehandelt, sondern um elektrotonische Ströme. Mit ganz schwachen Induktionsströmen gelang du Bois-Reymond der Versuch nicht. Die gesteigerte Erregbarkeit sogenannter Kaltfrösche nach Anlegung eines frischen Querschnittes (man vgl. hierüber neuerdings Dittler[4]), vielleicht auch ihre Neigung zur tetanischen Erregung benutzte Hering, um in einwandfreier Weise, bei im übrigen analoger Versuchsanordnung, sekundären Tetanus zu erhalten, der nicht durch elektrotonische Ströme bedingt sein konnte. Er sah nämlich dann bereits bei ganz schwachen Induktionsströmen die Wirkung auftreten. Hering reizte z. B. den am Knie und Plexus durchschnittenen Ischiadicus und sah die Oberschenkelmuskeln zucken. Hierbei kam die höhere Empfindlichkeit des Nerven in der Nähe des frisch angelegten Querschnittes des Ischiadicus zur Geltung. Denn rückte Hering mit den Elektroden vom letzteren weg, so blieb der sekundäre Tetanus unter diesen Umständen aus; desgleichen, wenn der obere Querschnitt nicht frisch hergestellt war. Wieso bzw. ob es sich dabei im Grunde genommen um eine Reizung des Nerven durch den eigenen Ruhestrom handelt, darüber vgl. man S. 912 u. 984.

Uexküll[5]) erweiterte die Heringschen Beobachtungen dahin, daß er auch bei mechanischer Erschütterung mit dem Heidenhainschen Tetanomotor die Erscheinung erhielt, und sodann zeigte er, daß in dem Moment, in welchem man das obere durchschnittene Ende mit einem Tropfen Flüssigkeit umgibt, dieser paradoxe Tetanus verschwindet. Der Versuch ist wohl nicht anders zu deuten, als wenn man annimmt, daß es in der Tat die am Querschnitt anlangenden Aktionsströme sind, die den Effekt (im Heringschen Sinne) bedingen. Nur bei eigens ungünstiger Anordnung und Reizung mit Kettenströmen oder übermäßigen Induktionsströmen kommt es zu einer paradoxen Zuckung im Sinne du Bois-Reymonds.

b) Versuche mit dem Rheotom.

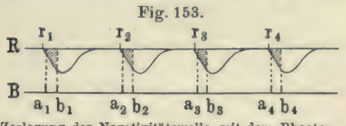
du Bois-Reymond suchte vergebens zu einem direkten physikalischen Nachweis der diskontinuierlichen Natur der negativen Schwankung zu ge-

---

[1]) Verh. d. Würzburger phys.-med. Ges. **6**, 528, 1855. Auf die Einzelheiten der induzierten Zuckungen vom Muskel aus kann hier nicht näher eingegangen werden. Es wird auf den Abschnitt über die Muskelphysiologie verwiesen, vgl. dieses Handbuch **4**, 538 ff. — [2]) Beitr. z. allg. Nerven- u. Muskelphysiol., 9. Mitteil.: „Nervenreizung durch den Nervenstrom." Wiener Sitz.-Ber., III. Abt., 1885. — [3]) du Bois-Reymond, Untersuchungen **2**, 528. — [4]) Beitr. z. Physiol. des Kaltfrosches, Pflügers Arch. **126**, 590, 1909. — [5]) Uexküll, Über paradoxe Zuckung, Zeitschr. f. Biol. **30**, 184, 1894.

langen. Dieser große und für die Elektrophysiologie folgenschwere Schritt war Bernstein[1]) vorbehalten, der durch die Erfindung und Benutzung seines Differentialrheotoms fast alle wesentlichen Tatsachen über dieses Erscheinungsgebiet beigebracht hat. Auch die noch zu erwähnenden späteren Untersuchungen mit dem Capillarelektrometer — anfangs am Herzen, später am Skelettmuskel und Nerven —, die Untersuchungen Hermanns mit dem Fallrheotom am Muskel, die neuesten Untersuchungen mit dem Saitengalvanometer, sie alle führen übereinstimmend zu dem schon von Bernstein abgeleiteten Resultat: „Von der direkt gereizten Stelle aus pflanzt sich nach beiden Seiten wellenförmig, mit jedenfalls annähernd konstanter Geschwindigkeit — ein Zustand veränderter elektromotorischer Wirksamkeit — eine Negativitätswelle fort.“ Wie schon Bernstein fand und von späteren Autoren nur bestätigt wurde, erhält man für die Geschwindigkeit selbst dieselben Werte, die auch mit Hilfe der Muskelzuckung erzielt wurden. Im allgemeinen entspricht jedem Reiz, solange die Anzahl derselben nicht zu groß wird, auch eine gesonderte „Negativitätswelle“. Diese Negativitätswelle erlischt oder wird wenigstens stark vermindert in unmittelbarer Nähe des Querschnittes.

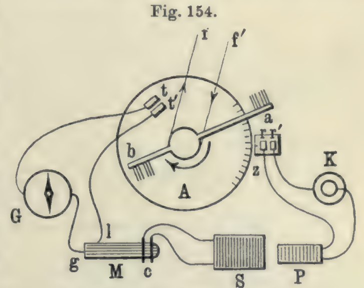
Fig. 153.



Zerlegung der Negativitätswelle mit dem Rheotom.

Das Rheotom, das Bernstein anwandte, war ähnlich konstruiert wie ein Apparat, den Guillemin[2]) wenige Jahre vorher zur Untersuchung des Verlaufes von Kabelströmen und dergleichen verwandte. Bernstein hat aber offenbar diesen Apparat selbst nicht gekannt. Das Prinzip der Wirkungsweise des Rheotoms erhellt am besten aus der beifolgenden Zeichnung nach Hermann[3]). Der Muskel oder Nerv wird rhythmisch in den Momenten $r_1 r_2 r_3$ usw. gereizt und kurze, beliebig variable Zeit später $a_1 b_1$, $a_2 b_2$, $a_3 b_3$, $a_4 b_4$ zur Bussole abgeleitet. Ändert sich durch die verschiedenen Reizungen der Nerv oder Muskel nicht, und wird die Gleichheit der Zeiten streng beibehalten, so erhält man also einen Ausschnitt aus der Kurve der Negativitätswelle. Je kleiner die Zeit $a_1 b_1$ dabei gewählt wird, um so genauer erhält man die wirksame elektromotorische Kraft für einen bestimmten Moment. Verändert man die Zeiten zwischen r_1 und a_1, r_2 und a_2 usw., so kann man successive die elektromotorische Kraft in immer anderen Momenten während des Ablaufes der Negativitätswelle verfolgen. Die Versuchsanordnung selbst erhellt aus Fig. 154, ebenfalls nach Hermann[4]). Der Reizkontakt $r r'$ ist fest angebracht am Apparat, während sich die Scheibe A, welche den Bussolkontakt $t t'$ trägt, drehen läßt und so die Zeitabstände geändert werden können, in denen die Bürsten a

Fig. 154.



Schema des Rheotomversuches.

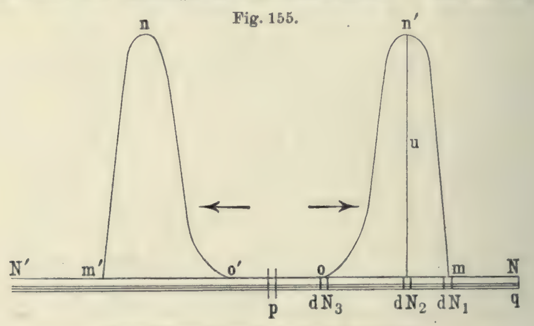
[1]) Zentralbl. f. med. Wiss. 1866, S. 593; Monatsber. d. Berl. Akad. 1867, Februar S. 72 u. Juli S. 444; Arch. f. d. ges. Physiol. 1, 173, 1868; Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem, S. 63, Heidelberg 1871. [2]) Ann. de Chim. et de Phys. 60, 385, 1860. — [3]) Hermann, Handb. d. Physiol. I, 1, 207. — [4]) Derselbe, Lehrb. d. Physiol. 1905, S. 159.

bzw. *b* bei ihrer raschen Rotation Reizstromschluß und Bussolstromschluß besorgen [1]).

Wenn man die Scheibe, welche den Bussolkontakt trägt, in langsame Rotation versetzt und ein aperiodisches Galvanometer anwendet, so sieht man nach und nach einen Ausschlag in der Art an diesem Galvanometer auftreten, als ob die Negativitätswelle mit viel größerer Langsamkeit unter der abgeleiteten Elektrode hindurchginge, als sie in Wirklichkeit verläuft. Photographiert man gleichzeitig mittels Spalt und beweglicher photographischer Platte diese Galvanometerausschläge, so hat man das rheotachygraphische Verfahren von Hermann [2]), wobei es übrigens nach Boruttau [3]) genügt, wenn man die erwähnte Scheibe nach dem Takte eines Metronoms mit der Hand dreht.

Die einfachste Art, diese Negativitätswelle am Nerven zu verfolgen, besteht darin, daß man den Längsquerschnittstrom ableitet und dessen negative Schwankung verfolgt. Hermann hat für alle Ströme, die durch die Tätigkeit erklärt sind, den Ausdruck „Aktionsströme" eingeführt und man untersucht auf diese Weise den „monophasischen Aktionsstrom". Eine zweite Art ist

Fig. 155.



Negativitätswelle am Nerven nach Bernstein.

die Untersuchung des „diphasischen Aktionsstromes", bei welcher von zwei gegeneinander elektromotorisch unwirksamen Stellen mittels unpolarisierbarer Elektroden abgeleitet wird. Es wird dann zuerst die erste, dem Reizort proximale Nervenstelle negativ elektrisch und nach einiger Zeit die zweite, distale Stelle. Wenn diese Stellen hinreichend weit auseinander lägen, so müßte man erwarten, daß jede Phase beiläufig ebenso verliefe, als ob ein monophasischer Aktionsstrom vorhanden wäre. Man müßte dann die völlige Trennung der beiden Phasen zeigen können. Es ist dies aber bisher für

---

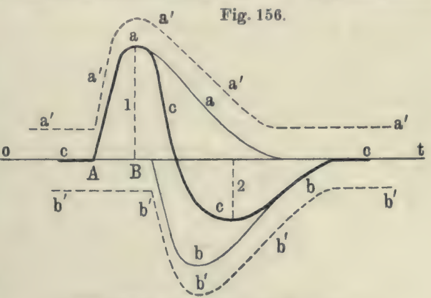
[1]) Das Rheotom hat zahlreiche Modifikationen erfahren, auf die hier nur kurz hingewiesen werden muß. Ursprünglich benutzte Bernstein Quecksilbergefäße, durch welche Drähte bei der Umdrehung streifen. Hermann (Pflügers Arch. **31**, 602, 1883) führte Bürsten für diesen Zweck ein. Eine andere Konstruktion des Rheotoms rührt von v. Frey her. Lee, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 204. Verwej, Ebenda 1893, S. 517. Sanderson u. Page, Journ. of Physiol. **4**, 327, 1883. Anstatt Schließungen von Stromkreisen in rhythmischer Aufeinanderfolge zu bewirken, öffnet das Rheotom Nebenschlüsse. Wegen sonstiger Konstruktionen sehe man z. B. noch: Burdon Sanderson, Journ. of Phys. **2**, 432, 1879; Ebenda **18**, 117, 1895. Samways, Ebenda **6**, 293, 1885. Head, Pflügers Arch. **40**, 245, 1887 (Heringsches Rheotom). Schoenlein, Ebenda **45**, 134, 1889. — [2]) Ebenda **49**, 539, 1891, vgl. Matthias, Ebenda **53**, 70, 1893. — [3]) Ebenda **63**, 158, 1896.

den Froschnerven nicht gelungen. Am *Nervus olfactorius* des Hechtes scheint dagegen annähernd wenigstens dies möglich zu sein, wie wir weiter unten noch sehen werden. Wenn die Negativitätswelle im strengsten Sinne des Wortes eine Welle wäre, die mit konstanter Geschwindigkeit über den Nerven dahingeht, also wenn der Zustand der Negativität sich darstellen ließe als Funktion $x + a.t$, wenn a die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bedeutet, so kann man leicht konstruieren, was bei der Untersuchung des diphasischen Aktionsstromes geschehen wird, sobald die Form der Negativitätswelle aus der monophasischen Welle bekannt ist.

Bernstein leitet für die letztere beifolgende schematische Gestalt ab (Fig. 155).

Daß die Negativitätswelle sehr rasch ansteigt, ist auch von allen späteren Autoren gefunden worden. Außerdem konstatierten dieselben aber eine längere Dauer der Welle im ganzen und damit einen relativ langsameren Abfall der Negativität. Nach den Untersuchungen von Burch und Gotch ist die Dauer bei gewöhnlicher Laboratoriumstemperatur auf $^5/_{1000}$ Sekunden zu veranschlagen. Bei 30 m Geschwindigkeit würde das eine Länge der Welle von 15 cm ergeben. Es ist klar, daß selbst die ungarischen Frösche, wie auch Boruttau [1]) fand, keine völlige Trennung der Phasen gestatten. Auch durch Kunstgriffe — Aufbewahren in physiologischer Kochsalzlösung und Kälte — kommt man beim Froschnerven für gewöhnlich nicht zu einer völligen Trennung [2]), da die Verminderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit überkompensiert wird durch die längere Dauer der Schwankung an einzelnen Stellen.

Fig. 156.



Superposition der Phasen nach Hermann.

Hermann [3]) hat zuerst auseinandergesetzt, welche Folgen dies für den anscheinenden Verlauf des diphasischen Aktionsstromes hat.

In der vorstehenden Fig. 156 bedeuten nach oben gerichtete Abszissen Negativität der ersten ableitenden Elektrode, nach unten gerichtete Abszissen Negativität der zweiten. *AB* entspricht der Elektrodendistanz. Der monophasische Strom wird durch *aa* und *bb* angegeben. Es resultiert daraus die zusammengesetzte Kurve *caccbc*. Bemerkenswert ist, daß die Entfernung des Anfangs und die Entfernung des höchsten oberen und unteren Gipfels der Linien 1 und 2 kein geeignetes Maß sind, die Fortpflanzung der Erregung zu messen. Solange die Voraussetzung feststände, daß eine strengere Welle vorliegt, läßt sich aber aus der erhaltenen Kurve *caccbc* die Zerlegung in die Einzelphasen korrekt durchführen, da sie dann nur auf eine einzige Art möglich ist. Ein zweiter Kunstgriff besteht — nach Hermann — darin, die abgeleitete Strecke in der

---

[1]) Pflügers Arch. **84**, 309, 1901. — [2]) Burch glaubt, sie durch Aufbewahren des Nerven in Ringerscher Lösung und außerdem Einwirkung von Kohlensäure erzielt zu haben. Burch, On the Interpretation of photographic records of the Response of nerve etc., Proc. Roy. Roc. **70**, 214. — [3]) Pflügers Arch. **24**, 246, 252, 1881.

Mitte zu unterbinden, da man jetzt nur die erste Phase erhält. Mit ihrer Hilfe und der ursprünglich erhaltenen Kurve läßt sich dann die zweite konstruieren. Bekommt man auf beiden Wegen als zweite Phase eine mit der ersten identische, so hat man auch den Beweis in Händen, daß man es wirklich mit konstanter Fortpflanzungsgeschwindigkeit einer Welle zu tun hat. Leider sind aber, namentlich beim Rheotomverfahren, die unvermeidlichen Fehlerquellen so erhebliche, daß auf diese Weise nur in roher Annäherung auf eine Welle geschlossen werden kann.

Hat man aber nur die Kurven des Potentialunterschiedes zwischen zwei Punkten des Längsschnittes genau festgestellt, und überdecken sich die Wellen, so ist es unmöglich, den Verlauf der Einzelkurven in dem Falle zu konstruieren, wenn die Wellen nicht mit konstanter Geschwindigkeit sich fortpflanzen und namentlich wenn sie ihre Gestalt oder auch nur ihre maximale Höhe ändern. Am weitgehendsten hat die hier vorhandenen Möglichkeiten Burch (l. c.) erörtert. Nimmt man dann hinzu, daß möglicherweise unter bestimmten Umständen einzelne Nervenfasern verschieden schnell leiten, so wird es immer schwerer, aus dem beobachteten diphasischen Aktionsstrom den monophasischen ableiten zu wollen, so daß der letztere für wenigstens sehr viele elektrophysiologische Zwecke von größerem Interesse ist als der diphasische.

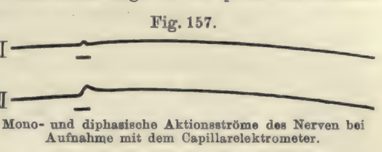
c) Dekrement der Negativitätswelle, spez. Wirkung des Querschnittes.

Eine der hervorstechendsten Veränderungen, welche die Negativitätswelle beim Weiterwandeln erleidet, ist eine sehr häufige Abnahme ihrer Höhe, das Vorhandensein eines Dekrements. Daß das letztere beim Froschnerven, wenn es sich um die Ableitung zweier elektromotorisch gegeneinander unwirksamer Längsschnittpunkte handelt, in der Regel nicht vorhanden ist, war schon du Bois-Reymond bekannt. Leitet man nämlich in gewöhnlicher Weise in unwirksamer Anordnung zur Bussole ab und tetanisiert den Nerven, so erhält man keinerlei Ausschlag des Galvanometers. Die meisten Autoren neigen zu der Ansicht, daß im völlig normalen, in situ befindlichen Nerven ein solches Dekrement überhaupt nicht vorkommt, doch fanden Hoorweg[1]) und Boruttau[2]) bei gewissen Fröschen dasselbe gegeben, auch wenn deren Nerven vorsichtig präpariert waren. Streng genommen beweist und widerlegt zwar der negative bzw. positive Ausfall des erwähnten Galvanometerversuches weder, daß die maximale elektromotorische Kraft abgenommen hat, noch auch, daß dies nicht der Fall war, sondern es zeigt nur, daß das zeitliche Integral der Einwirkung der Negativitätswelle auf das Galvanometer von den beiden abgeleiteten Stellen aus entgegengesetzt gleiche Werte haben muß, oder daß diese Integralwerte verschieden sind. Immerhin ist aber, wenn man am Galvanometer im Sinne einer Negativität der proximalen Elektrode einen Ausschlag erhält, ein Dekrement — Abnahme der höchsten auftretenden elektromotorischen Kraft — wahrscheinlich. Wir werden in einem späteren Abschnitt sehen, daß jede tiefere Einwirkung, die ein Nerv erleidet, zum Auftreten von Dekrementen Veranlassung gibt. Besonders interessiert uns hier an dieser Stelle die Konstatierung, daß dieses Dekrement auch an einem möglichst unversehrten Nerven durch Anlegung eines Querschnittes in der Nähe der zweiten ableitenden Elektrode stets hervorgerufen werden kann. Eine instruktive Reihe von Versuchen hat in dieser Richtung Gotch ausgeführt, und zwar durch Untersuchung mit dem Capillarelektrometer. Dieses von Lippmann[3]) erfundene Instrument wurde bekanntlich zuerst von

[1]) Pflügers Arch. 71, 128, 1898. — [2]) Ebenda 84, 309, 1901. — [3]) Ann. de Chim. et de Phys. 5, Ser. 5, 494, 1875; Compt. rend. d. l'Acad. d. scienc. 76, 1407, 1873.

Marey[1]) zur Registrierung der Aktionsströme des Herzens verwendet. Burch in Oxford und Einthoven in Leiden beschäftigten sich gleichzeitig erfolgreich mit der Frage, wie man aus den erhaltenen Photogrammen die wahren einwirkenden elektromotorischen Kräfte rekonstruieren könnte[2]). Nachdem Burch diese Frage und mit seiner Hilfe Burdon Sanderson die Aktionsströme des Muskels weitgehendst klargestellt hatte, gingen Gotch[3]) und Burch dazu über, das Verhalten des Nerven bei Einzelreizen mit dem Instrument zu untersuchen. Die beiden Kurven I u. II der folgenden Fig. 157 zeigen in vereinfachter Weise die Bewegung des Quecksilbermeniskus bei diphasischer und bei monophasischer Ableitung. Das Capillarelektrometer reagiert nicht schnell genug, als daß es möglich wäre, direkt zwei Ausschläge nach entgegengesetzten Seiten zu erhalten. Die Analyse der Kurve zeigt indes sehr wohl ihren diphasischen Charakter.

Fig. 157.

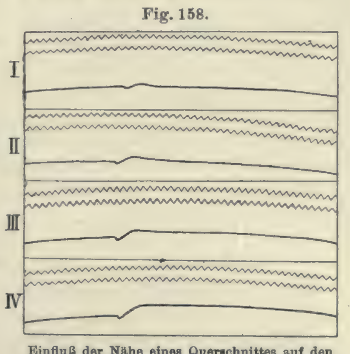


Mono- und diphasische Aktionsströme des Nerven bei Aufnahme mit dem Capillarelektrometer.

Die Kurve bedeutet die Bewegung des Quecksilbermeniskus. Der kleine horizontale Strich entspricht dem Zeitwert von $^1/_{100}$ Sek.

Gotch[4]) hat nun in hübscher Weise gezeigt, wie durch das Näherrücken eines frischen Querschnittes die Kurve I allmählich den Charakter der Kurve II annimmt. In Fig. 158[5]) befindet sich der frische Querschnitt bei I 10 mm von dem distalen Kontakt entfernt, bei II 8 mm, bei III 6 mm und bei IV 4 mm. Bei der Annäherung des Querschnittes bis auf 4 mm ist also (die Autoren verwendeten „Kept-Nerve") bereits jede bei ihrer Methode erkennbare Spur der zweiten Phase verschwunden. Eine Aufnahme vom Querschnitt selbst würde dasselbe Bild zeigen. Man be-

Fig. 158.



Einfluß der Nähe eines Querschnittes auf den diphasischen Aktionsstrom. Die Stimmgabel macht 200 ganze Schwingungen in der Sekunde.

---

[1]) Travaux du laboratoire de Marey 3, 33, 1877; Compt. rend. d. l'Acad. d. scienc. 83, 278, 1876. — [2]) Burch, Philos. Transact. of the Roy. Soc. 183, 81, 1893; The Capillary electrometer in Theory and Practice, London 1896; Proc. Roy. Soc. 59, 18, 1896; Ebenda 60, 329, 1896 u. 70, 194, 222, 1902; 71, 102, 1903; Einthoven, Pflügers Arch. 56, 528, 1894; 60, 91, 1895; 79, 1, 26, 1900; 99, 472, 1903; Garten, Pflügers Arch. 89, 613, 1902; Hermann u. Gildemeister, Ebenda 81, 491, 1900; Hermann, Ebenda 63, 440, 1896; v. Fleischl, Arch. f. (Anat. u.) Phys. 1879, S. 279. — [3]) The electrical response of nerve to a single stimulus investigated with the capillary electrometer. Preliminary communication. Proc. Roy. Soc. 63, 300. — [4]) F. Gotch, Journ. of Physiol. 28, 32—56, 1902. — [5]) Die erste kleine, nach unten gerichtete Zacke beruht auf dem Einbrechen irgend welcher Stromschleifen in den Elektrometerkreis und bezeichnet nur den Reizmoment. Die darauffolgende, nach oben gerichtete zeigt die negative Schwankung, und zwar ergibt die Analyse bei I eine doppelphasische, bei IV eine rein mono-

kommt mit dem Capillarelektrometer von der Empfindlichkeit, mit der die Autoren arbeiteten, keine Einzelschwankung mehr, wenn die Distanz der Elektroden nicht größer als 4 mm gewählt wird. Daß so die Negativitätswelle beim Anlaufen gegen den Querschnitt allmählich vermindert wird, war schon aus früheren gewöhnlichen Galvanometerbeobachtungen zu schließen. Wird ein Nerv vorsichtig präpariert und ihm dann ein frischer Querschnitt beigebracht, so ist die bei tetanisierender Reizung mögliche negative Schwankung immer streng proportional dem ableitbaren Ruhestrom oder bei sehr großem Widerstand im äußeren Kreise der nach außen wirksamen Potentialdifferenz. Die letztere wächst aber stetig, wenn die eine Elektrode am Querschnitt bleibt, mit der Entfernung der anderen. Hermann, der diese Erscheinung mit elektrotonischen Veränderungen am Querschnitt zusammenbrachte, auf die wir später eingehen wollen, hat diese Behauptung, nämlich der Proportionalität der Größe der negativen Schwankung mit der überhaupt erreichbaren Ableitung, durch seinen Schüler Mardzinski [1]) namentlich Bernstein gegenüber noch besonders verteidigt. Gotch steht auf dem Standpunkte, daß eine Nervenstelle um so weniger negativ werden kann, als sie schon durch andere Umstände negativ ist, womit für den Fall des ruhenden Nervenstromes derselbe Tatsachenbestand ausgedrückt ist. Übrigens hat Garten gezeigt, daß man auch bei geringerer Distanz der Elektroden als 4 mm mit Hilfe des empfindlichen Galvanometers mit tetanischer Reizung sehr gut eine negative Schwankung beim Froschnerven konstatieren kann und daß daher die Welle bei Annäherung von 4 mm an den Querschnitt wohl stark abgenommen hat, aber nicht im strengen Sinne Null wurde. Gotch hat weitgehende Konsequenzen aus diesem Experiment gezogen, über die auf S. 936 berichtet wird.

2. Refraktäre Periode beim Froschischiadicus.

Einen weiteren Fall, bei dem eine vorhandene Negativität „the nerve response“ auf einen Einzelreiz stark herabsetzt bzw. zum Verschwinden bringt, fanden Gotch und Burch [2]), als sie bei diesen Versuchen die Wirkung mehrfacher Reizung mit dem Capillarelektrometer untersuchten. Bekanntlich hat Marey am Herzen die refraktäre Periode entdeckt, indem in einer gewissen Periode der Ventrikelkontraktion ein angebrachter Reiz sich unwirksam erweist, während derselbe Reiz, in der Ruhe oder in der Pause angewandt, eine Systole bzw. Extrasystole zur Folge hat. Diese refraktäre Periode fanden nun auch Gotch und Burch am Nerven mit Hilfe des Capillarelektrometers, während ihr Schüler Boycott [3]) feststellte, daß mit Hilfe der Muskelkontraktion sich Ähnliches erschließen ließ. Schon Engelmann hatte, in Verfolgung alter Versuche von Harless (vgl. S. 835), gesehen, daß der Tetanus ausbleibt, wenn die Pausen zwischen den einzelnen Reizen bei Reizung mit Kettenströmen zu kurz werden, und daraus auf eine Art refrak-

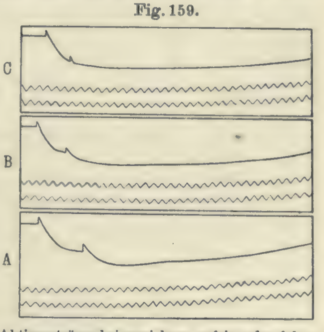
---

phasische Wirkung. Die Stimmgabel macht 200 Schwingungen. Die Temperatur war 6° C. Die gezeichnete Linie ist im Original die Grenzlinie, die der Quecksilbermeniskus zeichnet, also die Grenze zwischen Hell und Dunkel auf den Platten.

[1]) Rud. Mardzinski, Beitr. z. allgem. Nervenphysiol. Inaug.-Diss., Königsberg 1902. — [2]) Gotch u. Burch, Journ. of Physiol. 24, 410, 1899. — [3]) Ebenda 24, 144, 1899.

täre Periode geschlossen. Gotch und Burch fanden nun bei Anwendung von zwei Reizen, die in verschiedenen Versuchen in einem variabeln Zeittempo aufeinander folgten, daß es ein kritisches Intervall gibt, verschieden je nach der Temperatur, in welcher sich der Nerv befindet, in welchem eine zweite Antwort an den ableitenden Elektroden nicht mehr erhalten werden kann, obschon dies sofort möglich wird, wenn man das Intervall etwas verlängert. Es bleibt hierbei namentlich jede Wirkung aus, wenn die zweite Schwankung einsetzen müßte, in dem Moment, in welchem die erste ihr Maximum erreichte. Ist das Intervall kurz, so findet auch keine zeitliche Verlängerung der vom ersten Reiz herrührenden Negativität statt. Der Verlauf ist völlig so, als ob der zweite Reiz gar nicht eingewirkt hätte. Es existiert daher beim Nerven nichts, was der Superposition maximaler Zuckungen beim Muskel entsprechen würde. Vielleicht könnte man den Tatsachenbestand auch so ausdrücken, daß ein Nerventetanus beim Froschischiadicus für gewöhnlich wenigstens nicht existiert[1]).

Fig. 159.



Aktionsströme bei zwei kurz aufeinander folgenden Reizen. Die Stimmgabel macht 500 ganze Schwingungen. Temperatur 4° C.

Ein Beispiel der Bedeutung der Größe des kritischen Intervalles geben die drei beistehenden Kurven (Fig. 159).

Bei *A* ergeben sich Schwankungen gleicher Größe, bei *B* ist die zweite bedeutend reduziert, bei *C* ist nichts von derselben zu bemerken. Der Moment des Reizes wird wiederum durch eine kleine Zacke angedeutet, die von einem teilweisen Einbrechen des Induktionsschlages in den Elektrometerkreis herrührt.

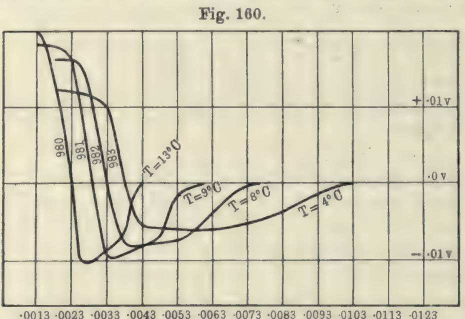
Die Erscheinung der refraktären Periode beim Nerven ist, wie bemerkt, in hohem Grade von der Temperatur abhängig. Dieselbe hat überhaupt den größten Einfluß auf den Verlauf einer einzelnen Negativitätswelle. Schon bei den älteren Versuchen von Hermann wurde diese Tatsache zur Evidenz erhoben. Speziell hat später Titus Verwej[2]) mit dem v. Freyschen

---

[1]) Judin will zwar sowohl unter Umständen wahre Superposition maximaler Zuckungen als auch einen glatten Tetanus am Nerven mit Hilfe des Saitengalvanometers nachgewiesen haben. Ich glaube nicht, daß der Autor in der Deutung seiner Resultate besonders glücklich gewesen ist. Seine Meinung, das von ihm konstruierte Saitengalvanometer stelle sich rascher ein als das originale Einthovens bei gleicher Empfindlichkeit, ist sicher falsch. Bei Untersuchungen über einen etwaigen Tetanus des Nerven dürfen Bündel solcher jedenfalls nicht verwendet werden. Einige von mir angestellte Versuche lassen es mir wahrscheinlicher erscheinen, daß bei geeigneter Anordnung stets die den wirksamen Einzelreizen entsprechenden Zacken zu sehen sein werden; vgl. Garten, Zeitschr. f. Biologie **52**, 553, 1909 (w. d. K.). Auch die noch zu besprechenden Versuche von Sulze, S. 899, stehen mit den Judinschen Ausführungen im Widerspruch (Judin, Physiologiste Russe 1907, S. 5). — [2]) Verwej, du Bois-Reymonds Arch. 1893, S. 504, 524; vgl. Boruttau, Pflügers Arch. **65**, 15, 1897; Herrick, Amer. Journ. of Phys. **4**, 301, 1901. Man sehe in bezug auf eine alte Angabe von Helmholtz Hermanns Handb. d. Physiol. **1** (1), 39 u. **2** (1), 23; vgl. auch Kap. XII.

Rheotom die negative Schwankung bei verschiedenen Temperaturen untersucht und dabei namentlich in Bestätigung der Angaben von Hermann gefunden, daß die Verlangsamung des ganzen Vorganges durch Kälte nur beschränkt bleibt auf die gerade abgekühlte Stelle. Der Ablauf an der einzelnen Stelle des Nerven ist in seiner Art weitgehend unabhängig von dem Zustand, in welchem sich andere Teile des Nerven befinden. Das Verhalten ergibt sich aus der Serie von analysierten Kurven (Fig. 160) nach Burch [1]. Die Kurven bedeuten nicht die Bewegungen des Quecksilbers, sondern sind die aus ihnen rechnerisch abgeleiteten Potentialdifferenzen — Entfernungen zwischen zwei Längsschnittpunkten: 1 cm, Entfernung der proximalen Elektrode von der Reizstelle: 1,5 cm. Die Abszissen über Null bedeuten Negativität der proximalen, die Abszissen unter Null bedeuten Negativität der distalen Elektrode. Alle Kurven haben Ähnlichkeit mit der obigen allgemeinen Form der diphasischen Schwankung am Froschnerven, die Hermann entwickelt hat, aber man sieht, daß die diphasische Schwankung bei 13° wesentlich rascher = 0 geworden ist als wie bei 4° C. Auch ist aus der Figur ohne weiteres klar, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit sinkender Temperatur sinkt. Ob dies aber nur gilt, wenn der Nerv längere Zeit bei der fraglichen Temperatur verweilt hat, oder ob diese Veränderungen sofort eintreten, kann mit Rücksicht auf gewisse Angaben von Weiss zweifelhaft erscheinen. Da die letztere Frage am Olfactorius des Hechtes leichter zu entscheiden ist, kommen wir unten nochmals darauf zurück (vgl. S. 898).

Fig. 160.



Das Verhalten des diphasischen Aktionsstromes bei verschiedener Temperatur.

Was nun aber den Einfluß der Temperatur auf jenes erwähnte kritische Intervall betrifft, so hatten Gotch und Burch zwei Dinge übersehen. Einmal, daß in einigen ihrer Kurven nur scheinbar die zweite Schwankung ganz zu fehlen schien, bei näherer Analyse fanden sie später Andeutungen derselben, die auf den ersten Blick nicht zu erkennen waren, und sodann erkannten sie nicht die große Bedeutung, die hier nach Boruttau [2]) die Länge der Zwischenstrecke zwischen Reiz und Elektrometerstrecke spielt. Wenn z. B. der Nerv gleichmäßig gekühlt wird, so kann an der ferneren Ableitungsstelle die Wirkung verschwindend sein, während sie an der näheren noch sehr kräftig erhalten ist. Boruttau stellte namentlich fest, daß unter allen Umständen, unter denen man an der ferneren Ableitungsstelle eine zweite

---

[1]) G. J. Burch, On the interpretation of photographic records of the response of nerve obtained with the capillary electrometer, Proc. Roy. Soc. 70, 194—221. — [2]) Pflügers Arch. 84, 407, 1901.

Phase erhalten kann, eine solche auch bei der näheren zu erkennen ist. Aus der Verkennung des tatsächlichen Tatbestandes konstruierten Gotch und Burch einen Einwand gegen die Kernleiterhypothese (vgl. Gotch and Macdonald, Temperature and Excitability, Journ. of Physiol. **20**, 247, 1896).

Es ist nun unzweifelhaft, daß es auch ein kleinstes kritisches Intervall geben wird, innerhalb dessen zwei maximale Reizungen überhaupt nur wie eine wirken. In denjenigen Fällen aber, die Gotch und Burch hauptsächlich beobachtet hatten, läuft der ersten Erregungswelle eine allmählich erlöschende zweite nach. Es findet hier dann tatsächlich dieselbe allmähliche Vernichtung dieser zweiten Welle statt, wie sie oben beim Anlaufen gegen den Querschnitt so schön demonstriert ist, obschon die Verhältnisse gewiß nicht ohne weiteres identisch sind (vgl. S. 886).

Hier möchte ich noch, im Anschluß an die oben erwähnte Tatsache, daß sich die Negativitätswelle nicht ändert bei Temperaturänderungen in der Zwischenstrecke, einen allgemeineren Punkt bezüglich des einfacheren Aktionsstromes hervorheben. Bis jetzt ist am Froschnerven von allen Autoren im großen und ganzen nur eine einzige Form der Aktionsstromwelle beschrieben worden, obschon die Art der Reizung vielfach gewechselt hat. Man könnte fast versucht sein, geradezu von einem Gesetz der Unabhängigkeit der Wellenform vom Reiz zu sprechen. Die hierdurch ausgedrückte relative Starrheit und Unabhängigkeit der Wellenform von der auslösenden Ursache wird uns noch weiter beschäftigen. Sie harmoniert ausgezeichnet mit der von Nernst begründeten und schon früher eingehend diskutierten Auffassung, daß das erste reizende Moment eine rein physikalisch begreifbare Konzentrationsänderung darstellt.

3. Ablauf der Negativitätswelle am markhaltigen Warmblüternerven.

Die Erscheinungen des einfachen Aktionsstromes laufen im Warmblüternerven in gleicher Weise ab wie die beim Froschnerven, obschon ebenso ausgedehnte Untersuchungen, namentlich mit den modernen Hilfsmitteln, wie an dem ersteren bisher nicht vorliegen. Erwähnenswert ist, daß die Reizstärke am ausgeschnittenen Nerven wesentlich bedeutender sein muß, um eine Negativitätswelle zu erzielen, als beim Froschnerven.

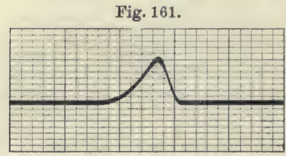
Versuche am markhaltigen Warmblüternerven haben angestellt: Valentin, Pflügers Arch. **1**, 523, 1868. — Herrmann, Ebenda **18**, 580, 1878; „Handbuch" **2**, 120. — Fredericq, du Bois-Reymonds Arch. 1880, S. 70. — Gotch u. Horsley, Phil. Trans. „Croonian Lecture" 1891, S. 267; Proc. Roy. Soc. **45**, 18, 1889. — Macdonald u. Reid, Journ. of Physiol. **23**, 100, 1898 (*Nervus phrenicus*). — Waller, Animal Electricity, London 1897. — Boruttau, Pflügers Arch. **58**, 52, 1894; Zentralblatt f. Physiol. **12**, 317, 1898; Pflügers Arch. **84**, 378 bis 383, 1901. — Sosnowsky, Bull. internat. de l'acad. d. Cracovie 1900, p. 137—151. — Alcock, Action of Anaesthetics on Mammalian Nerve, Journ. of Physiol. **28**, XLIII, 1902; On the negative variation in Nerves, Ebenda; Negative variation in Nerves of warm-bloodet Animals, Royal Soc. **71**, 264, 1903. — Tschermak, Pflügers Arch. **93**, 24, 1903. — Die Schwankungen des Vagus haben untersucht: Lewandowsky, Pflügers Arch. **73**, 288, 1898; Inaug.-Diss. Halle. — Alcock u. Seemann, Pflügers Arch. **108**, 426, 1906. — Einthoven, Ebenda **124**, 246, 1908; Quarterly Journ. of exper. Physiol. **1**, Nr. 3, p. 243, 1908.

Wie Alcock im Gegensatz zu vielen negativen Versuchen früherer Autoren fand, lassen sich die Erscheinungen auch bei gewöhnlicher Tempe-

ratur am Warmblüternerven beobachten. Das Wesentliche ist hierbei nach Boruttau, daß der Nerv unmittelbar nach der Tötung des Tieres in körperwarme physiologische Kochsalzlösung eingebracht wird und hier langsam abkühlt. Verweilen bei Körpertemperatur und rasche Abkühlung seien für den Nerven schädlicher als der eben beschriebene Modus.

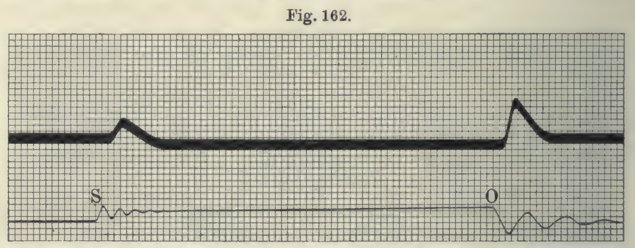
Besonders geeignet sind natürlich diejenigen Warmblüter, welche in Winterschlaf verfallen. Die nebenstehende Fig. 161 zeigt eine von mir gefertigte Aufnahme vom Ischiadicus eines winterschlafenden Murmeltieres mit dem Saitengalvanometer [1]). Einfacher Längsquerschnittstrom. Der Abstand zwischen zwei Zeitordinaten beträgt etwa $^2/_{1000}$ Sekunden. Die Kurve ist nicht analysiert. Vergleichsaufnahmen mit plötzlichem Ausschalten konstanter elektromotorischer Kraft im Versuchskreise zeigen aber, daß hier schon annähernd das Saitengalvanometer das richtige Bild vom gewünschten Vorgang gibt. Die Temperatur war etwa 10° C. $^1/_{100}$ Volt entspricht 15 mm.

Fig. 161.



Monophasischer Aktionsstrom des Murmeltiernerven (24. Januar 1907). Von rechts nach links zu lesen.

Fig. 162.



Monophasischer Aktionsstrom des *Nervus ischiadicus* des Kaninchens nach Einthoven.

Eine Aufnahme des Kaninchennerven (Fig. 162) mit dem Saitengalvanometer verdanke ich der Güte des Herrn Professor Einthoven. Da die Reizung hier mit konstantem Strom geschah, so beobachtet man gleichzeitig den geringfügigen Anelektronus, entsprechend 0,35 Milli-Volt. Die abgeleitete Strecke (Längsquerschnitt) war 15 mm, die Zwischenstrecke 30 mm, die Reizstrecke 1 mm. Der Reizstrom, dessen Schluß bei *S* und Öffnung bei *O* besonders markiert ist, war aufsteigender konstanter Strom (10 Volt). 1 mm der Abszisse ist $^1/_{1000}$ Sekunde, 1 mm der Ordinate entspricht 0,374 Milli-Volt. Der Aktionsstrom setzt ein $^2/_{1000}$ Sekunde nach der Schließung und $^1/_{1000}$ Sekunde nach der Öffnung des Stromes.

Boruttau [2]) hat gelegentlich auch einige Versuche am menschlichen Nerven, der von einem frisch Hingerichteten stammte, angestellt. Es wurde lediglich die negative Schwankung mit dem Galvanometer beobachtet. Prinzipiell ergab sich nichts Neues.

---

[1]) Wegen der Ordinaten-Zeitschreibung vgl. S. 894. — [2]) Pflügers Arch. **115**, 297, 1906.

4. Aktionsströme bei physiologischer Reizung.

Es bietet natürlich das größte Interesse, Aktionsströme auch bei physiologischer Reizung zu beobachten. Soweit motorische Nerven in Frage kommen, würde es sich also um Erregungen handeln, die von dem möglichst normal funktionierenden Gehirn- oder Rückenmarkszentrum ausgehen. Hier liegen nur erst wenige, mit den neuesten Hilfsmitteln angestellte Versuche vor. Am besten geeignet wäre natürlich der Mensch, der willkürlich einen Erregungsimpuls zu einem Nerven hinaussenden könnte. Es wäre wohl nicht ausgeschlossen, bei zufälligen Verletzungen oder chirurgischen Eingriffen gelegentlich solche Beobachtungen anzustellen, doch ist meines Wissens der Versuch bisher tatsächlich nicht verwirklicht. Dagegen haben die Versuche, namentlich von Piper[1]), an den Muskeln des Unterarmes, des Masseters usw. Aufklärung über die zentrale Rhythmik gegeben. Es folgt daraus, daß im Gegensatz zu den früheren Annahmen, die sich zum Teil auf den Muskelton stützen (man sehe die Literatur bei Piper), die zentrale Rhythmik, die Anzahl der Impulse, die vom Zentrum zum Muskel gelangen, größer als 50 in der Sekunde ist. Daß ähnliche Zahlen auch für niedrigere Tiere gelten, scheint mir z. B. aus den Untersuchungen an den elektrischen Fischen hervorzugehen. Ich habe bei Torpedo mit dem Saitenelektrometer in Verbindung mit Dr. Edelmann jun. Reflexschlagserien aufgenommen, aus denen die Bestätigung alter Angaben hervorgeht, daß bei diesem Tier die zentrale Rhythmik über 100 pro Sekunde sein kann.

Man sollte glauben, daß die Untersuchung des Reflexvorganges, oder noch besser des Strychnintetanus Aufklärung verschaffen könnte. Mit dem Saitengalvanometer liegen leider Versuche noch nicht vor.

Die von Boruttau[2]) bei Strychninvergiftung angestellten Experimente wurden von ihm anfangs so gedeutet, daß die mit dem Capillarelektrometer erkennbaren einzelnen Zacken des Nervenaktionsstromes als Ausdruck je eines einzelnen Innervationsimpulses seitens des Zentralorgans aufgefaßt wurden, und er hatte auf einen eigenen Rhythmus der Zentralorgane von 4 bis 12 Anstößen pro Sekunde geschlossen. Den nicht so steilen Anstieg der einzelnen Zacken erklärte der Verfasser durch Mangel an Synchronismus der Impulse in einzelnen Nervenfasern. Durch ebendieselben gelinge es auch nur selten, reflektorisch ausgelöste Aktionsstromwellen zu erhalten, die den gewöhnlichen ähnlich sind. Später hat er, auf Widerspruch von Burdon Sanderson[3]) hin, seine Ansicht dahin modifiziert, daß diese Zacken pseudotetanischer Natur seien. Der Mangel des Synchronismus der Aktionsstromwellen der einzelnen Fasern spielt aber nach ihm eine hervorragende Rolle. Vielleicht ist es doch mit den Saiteninstrumenten eher möglich, in dieser Frage Klarheit zu erlangen.

Geeigneter als zentrifugale Nerven erwiesen sich bisher zentripetale Nerven bei adäquater Reizung der Sinnesorgane bzw. der sensiblen Nervenendigungen.

---

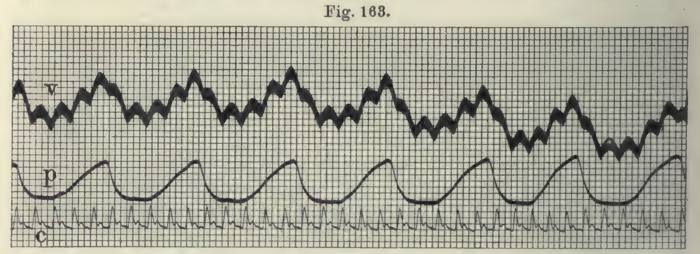
[1]) Piper, Über den willkürlichen Muskeltetanus, Pflügers Arch. 119, 301, 1907; Neue Versuche über den willkürlichen Tetanus der quergestreiften Muskeln, Zeitschrift f. Biol. 50, 393, 1908; Weitere Beiträge zur Kenntnis der willkürlichen Muskelkontraktion, Ebenda 50, 504, 1908. Man sehe auch die Kritik bei Garten, Ebenda 52, 558 f., 1909 (w. d. K.) — [2]) Boruttau, Pflügers Arch. 84, 364, 1901; 90, 235, 1902. — [3]) Burdon Sanderson, Journ. of Physiol. 18, 117, 1895 (man vgl. auch: Proc. Roy. Soc. 65, 37, Croonian Lecture.

Eines der ersten Beispiele haben Kühne und Steiner[1]) beigebracht, indem sie zeigten, allerdings nur mit den damaligen Hilfsmitteln, daß der Sehnerv bei Lichtreizung der Netzhaut einen Aktionsstrom erkennen läßt. Merkwürdig ist das Ergebnis der beiden letzteren, daß konstante Belichtung des Auges eine anscheinend dauernde negative Schwankung des Ruhestromes zur Folge hat. Solche negative Schwankung erhielt dann ferner auch Fuchs[2]) bei Reizung des Seitenlinienorgans der Fische, Steinach[3]) am Ischiadicus des Frosches bei Druckreizung des Fußes.

Tschermak (l. c.) konnte durch Erhöhung des Druckes in der Aorta negative Schwankungen beim *Nervus depressor* erzeugen. Er konnte auch auf diese Weise zeigen, daß die Reizung des Nerven nicht vom Herzen aus erfolgt. Die bisherigen Autoren benutzten Galvanometer.

Mit demselben Instrument gelang es Lewandowsky (l. c.) die Schwankungen des Ruhestromes während der Atmung am peripheren Stumpfe des Vagus nachzuweisen. Seemann und Alcock untersuchten daraufhin dieselben Schwankungen mit Hilfe des Capillarelektrometers und ihnen folgte

Fig. 163.



Negative Schwankung am peripheren Vagusstamm bei der Atmung.

Einthoven mit seinem Saitengalvanometer. Der letztere war so freundlich, mir das folgende Kurvenbild (Fig. 163) zur Verfügung zu stellen.

Außer dem Ausschlag der Saite, dem Elektrovagogramm v ist das Sphygmogramm der Carotis c und das Pneumogramm p verzeichnet. Bei dem letzteren ist jede Erhöhung eine Einatmung, jede Senkung eine Ausatmung. Die Stromableitung geschah vom linken Vagus beim Hund, die Atmung war eine natürliche. 1 mm der Abszissen entspricht hier 0,2 Sekunden, 1 mm der Ordinaten 2,7 Mikrovolt.

Man sieht, daß die Ausschläge der Saite aus zwei Arten von periodischen Schwankungen zusammengesetzt sind: größere, die mit den Atmungen synchron sind, und kleinere, die dem Herzschlag entsprechen. Anscheinend sind hier die Aktionsströme, namentlich diejenigen, die mit den Atembewegungen korrespondieren, von ganz anderer Art als die bisher betrachteten. Auf den ersten Blick scheint es sich um viel langsamere Vorgänge zu handeln, wie sie etwa durch eine einmalige Reizung des Vagus erzielt werden können.

---

[1]) Kühne u. Steiner, Untersuchungen aus dem Physiol. Inst. in Heidelberg 4, 64, 1881. — [2]) Fuchs, Über die Funktion der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern, Pflügers Arch. **59**, 454, 1895; **60**, 173, 1895. — [3]) Steinach, Über die elektromotorischen Erscheinungen an Hautsinnesnerven bei adäquater Reizung, Ebenda **63**, 495, 1869.

Handelt es sich hierbei nun wirklich um eine Aktionsstromkurve ganz anderer Gestalt? Tritt hier durch die kontinuierliche Reizung der sensibeln Nervenendigungen, trotz der refraktären Phase, doch eine Art Tetanus des Nerven auf (vgl. S. 887)? Oder handelt es sich vielmehr nur um ein verschiedenes Eintreffen der Aktionsstromwellen in den einzelnen Nervenfasern des Vagus, von denen jede typisch verläuft, die aber in ihrer Gesamtheit das Bild eines langsamen und stetigen Vorganges vortäuschen. Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, um diese Fragen definitiv zu klären. Im wesentlichen neige ich aber zu der an dritter Stelle gegebenen Erklärung und glaube, daß das Gesetz der relativen Starrheit der Form der Negativitätswelle auch durch diese Beobachtungen am Vagus nicht erschüttert wird.

Alcock und Seemann haben zum Vergleich auf den mit Veratrin vergifteten Nerven hingewiesen, für den Fall, daß es sich wirklich um eine gleichmäßige Bewegung des Elektrometers ohne Schwankungen, das heißt, um eine tonische Reizung handeln sollte. Einthoven spricht von einem Erregungszustand, der dem Katelektronus ähnlich sei (l. c., S. 269).

B. Die Erscheinung am marklosen Nerven.

1. Ablauf der Negativitätswelle.

Schon früh hat Fick [1]) die Aufmerksamkeit der Physiologen auf die merkwürdigen Eigenschaften der Muskeln und Nerven von Anodonta gelenkt und in bezug auf den Verbindungsnerven derselben angegeben, daß man hier die extrem niedrige Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 1 cm pro Sekunde beobachten könne. Kühne und Steiner [2]) waren die ersten, welche die negativen Schwankungen am *Nervus olfactorius* des Hechtes verfolgten. Sie waren in der Lage, dieselben bei einem Einzelreiz auftreten zu sehen. Einige Jahre später erschienen ausführliche Darstellungen von Biedermann [3]) über die Verbindungsnerven von *Anodonta cygnea.* Mit dem Rheotom untersuchten dann den Verlauf von Schwankungen am marklosen Nerven der Kephalopoden Fuchs [4]) und Boruttau [5]). Endlich verdanken wir Garten [6]) eine sehr ausführliche Untersuchung mit dem Capillarelektrometer über den *Nervus olfactorius.* Die relative Langsamkeit der Vorgänge gegenüber den Vorgängen am Froschnerven ist bei allen diesen Versuchen, namentlich für Anodonta, erwähnenswert.

Die Fig. 164 u. 165 auf S. 894 (84 u. 86 bei Garten) zeigen hübsche Aufnahmen des letztgenannten Autors vom ein- und zweiphasischen Aktionsstrom mit Hilfe des Capillarelektrometers. Bei diesen Kurven war, wie bei Gotch und Burch, die hinter dem Spalt vorbei bewegte Platte an einem Pendel befestigt, so daß die Abszissen Kreisbögen und die Ordinaten Radiovektoren

---

[1]) Fick, Gesammelte Schriften 3, 28, 1904. — [2]) Kühne u. Steiner, Beobachtungen über markhaltige und marklose Nervenfasern 3, 149 bis 170, 1880. — [3]) Biedermann, Beiträge usw., 19. Mitt.: Wien. Sitzungsber. 93, 3. Abt., S. 60, 1886. — [4]) Fuchs, Wien. Sitzungsber. 103, 207, 1894. — [5]) Boruttau, Pflügers Arch. 66, 285, 1897. Man sehe auch von demselben: L'électropathologie des nerfs amyéliques du poulpe, Bull. de la Station biolog. d'Arcachon 1904—1905, 8. année, p. 1—4; Pflügers Arch. 107, 193, 1905. Bei den beiden letzteren auch Aufnahmen mit dem Capillarelektrometer. — [6]) Garten, Beiträge zur Physiol. der marklosen Nerven, 1903.

sind. Die Aufnahme geschah also in einem Polarkoordinatensystem. Die Grenzlinie von Quecksilber und Meniskus ist hier sehr scharf (*a*). Die Zeitmessung geschieht auf doppelte Weise: einmal durch Stimmgabel bei *b* und

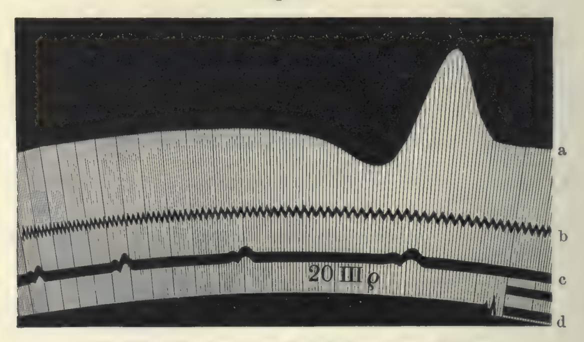
Fig. 164.



Monophasischer Aktionsstrom des Hechtolfactorius nach Garten.

sodann durch den Fünftelsekunden markierenden Chronographen von Jacquet (*c*). Der Moment der Stromöffnung ist auf der Kurve gut erkennbar, und es handelt sich um Reizung mit einem Öffnungsinduktions-

Fig. 165.



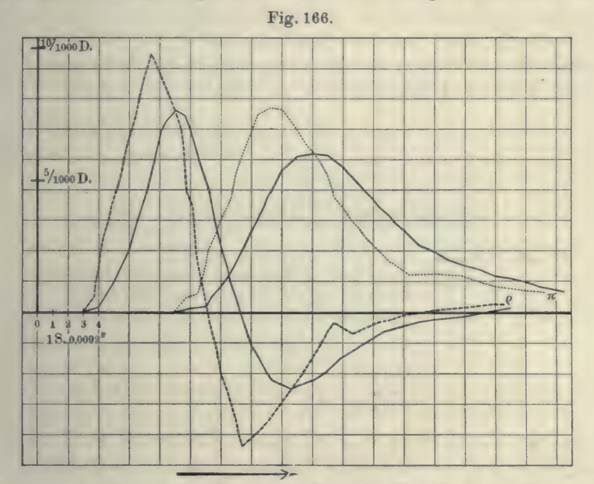
Diphasischer Aktionsstrom des Hechtolfactorius nach Garten.

schlag. Er fällt zusammen mit dem Moment, in welchem die Linie *d* plötzlich aufhört, indem der schattenwerfende Hebel mechanisch entfernt wird. Die radiale Streifung an beiden Figuren wird durch eine sehr rasch sich drehende Episkotisterscheibe hervorgerufen, die so beschaffen ist, daß jeweils der Spalt auf Augenblicke verdeckt wird. Es entstehen so Linien gleicher Zeitintervalle,

und zwar ist jede zehnte Linie bei diesen Versuchen etwas kräftiger wie die anderen. Dieselben Kurven werden auf der Fig. 166 umgezeichnet in rechtwinkeligen Ordinaten wiedergegeben, und außerdem die aus den tatsächlich beobachteten Ableitungen berechneten wahren elektromotorischen Kräfte durch punktierte Linien angedeutet.

Während der Anstieg beim frischen Ischiadicus des Frosches in gewöhnlicher Zimmertemperatur nicht mehr als $^1/_{1000}$ Sekunde beträgt, sehen wir hier die Anstiegsdauer etwa 20- bis 40mal so groß. Der Rückgang der negativen Schwankung bis auf den früheren Stand des Ruhestromes dauert $^1/_{10}$ bis $^2/_{10}$ Sek., kann unter Umständen aber bei Zimmertemperatur bis zu 0,4 Sek. dauern. Im einzelnen ist zu bemerken, daß der ganze Verlauf der Negativitätswelle um so länger dauert, je länger der Nerv aus dem Körper entfernt ist, und daß

Fig. 166.

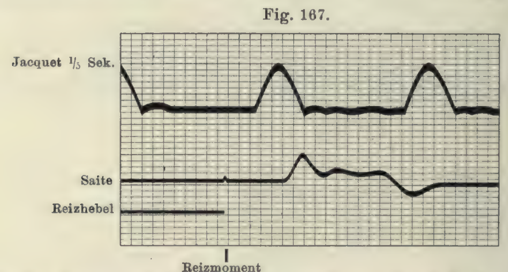


Umzeichnung in rechtwinkeligen Ordinaten der Kurven auf Fig. 164 u. 165 und Auswertung im absoluten Maß nach Garten.

die Negativitätswelle bei ihrem Weiterwandern im allgemeinen stets ein ausgesprochenes Dekrement zeigt, daß endlich der Verlauf der Kurve selbst sich mit der Entfernung von der Reizstelle merklich ändert. Wahrscheinlich sind ähnliche Dinge auch beim Froschnerven zu beobachten, treten aber beim Hechtolfactorius schärfer in die Erscheinung. Möglicherweise beruht nach Garten diese Tatsache darauf, daß am herausgeschnittenen (!) Nerven die einzelnen Fasern verschieden schnell leiten, — ob das der einzige Grund des Dekrementes ist oder ob auch noch in der einzelnen Faser eine Abnahme der maximalen elektromotorischen Kraft und in der einzelnen Faser eine Änderung der Aktionsstromkurve stattfindet, läßt Garten offen. Beim Ruhestrom des Froschnerven haben wir schon der Tatsache Erwägung getan, daß derselbe nach einiger Zeit erheblich geringer wird. Entsprechend tritt natürlich auch beim markhaltigen Nerven an dem Querschnitt eine zweite Phase auf, wenn dieser zweiten Phase bisher auch keine besondere Aufmerk-

samkeit seitens der Autoren geschenkt wurde. Am Olfactorius des Hechtes sehen wir diese Wiederherstellung des Querschnittes, wenn der letztere mechanisch angelegt wurde, in wenigen Minuten erfolgen. Die ursprünglich rein monophasische Kurve wird schon nach ganz kurzer Zeit in ausgesprochener Weise diphasisch. Es beruht dies — wie Garten sich bestimmt überzeugen konnte — nicht etwa auf einer Umbiegung der Nervenfaser und damit bedingter unreiner Querschnittsableitung. Merkwürdig ist allerdings, daß Garten in einigen Fällen den monophasischen Strom auch längere Zeit nach einfacher Querschnittsanlegung bestehen bleiben sah. Stets ist dies der Fall, wenn der Querschnitt kaustisch angelegt wurde durch Berühren des Endes mit einem heißen Glasstab. Schon Biedermann hatte bei Anodonta ähnliche Erfahrungen gemacht, es aber darauf bezogen, daß eine reine Querschnittsableitung bei den dünnen Nerven nicht wohl möglich sei. Auch hier sah Biedermann den Längsquerschnittsstrom durch thermische Vernichtung des einen Endes am längsten bestehen und erhielt in diesem Falle am längsten monophasischen Strome entsprechende Galvanometerausschläge.

Fig. 167.



Aufnahme des diphasischen Aktionsstromes am Hechtolfactorius mit dem Saitengalvanometer. Originalaufnahme. 17. März 1905.

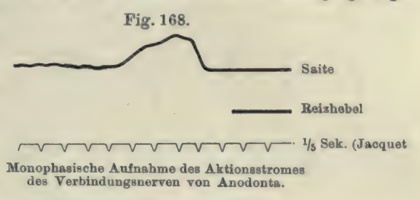
Beim Längsschnittstrom am Hechtolfactorius kann man unter Umständen, wie schon Garten [1]) kurz angegeben hat, auch mit dem Capillarelektrometer zu einer annähernden Trennung der beiden Phasen gelangen. Besonders leicht ist aber dies möglich mit dem Einthovenschen Saitengalvanometer. Ich gebe die obenstehende Kurve (Fig. 167) als Beispiel einer solchen weitgehenden Trennung der Phasen.

Sie ist bei gewöhnlicher, nicht näher bestimmter Zimmertemperatur aufgenommen. Die Reizung geschah hier durch Induktionsschläge, aber unter Einschaltung eines Kondensators in den sekundären Kreis. Vermutlich entstanden dadurch Wellen, mit denen gereizt wurde. Die Reizelektroden hatten einen Abstand von etwa 2 mm voneinander und waren Röhrchen aus Platin, durch welche der Nerv hindurchgezogen war. Entfernung der Mitte der beiden Röhrchen von der ableitenden Strecke = 8 m. Ableitende Strecke = 16,5 m. Versuche mit gleichzeitiger Einschaltung einer konstanten elektromotorischen Kraft in den Stromkreis ergaben, daß das Instrument nahezu unmittelbar die richtige Kurve verzeichnet. $^1/_{100}$ Volt etwa 5 mm [2]).

[1]) Garten, Beitr. z. Physiol. d. markl. Nerven, S. 22. Jena 1903. — [2]) Das Eingehen auf Details der Aufnahme selbst behalte ich mir für eine andere Gelegenheit vor.

Bei den Verbindungsnerven von *Anodonta cygnea* verläuft schon bei gewöhnlicher Temperatur — in noch viel höherem Grade bei Abkühlung — die Kurve des monophasischen Aktionsstroms relativ so langsam, daß man den Faden des Saitengalvanometers sehr stark erschlaffen und die Empfindlichkeit desselben erheblich steigern kann. Die Ausschläge bleiben dann immer noch rasch gegenüber den Vorgängen im Nerven selbst, so daß hier ein Nerv vorliegt, bei dem es des Capillarelektrometers und des Saitengalvanometers nicht bedurft hätte, um die genaue Kurve des Aktionsstromes zu erhalten. Hier hätte zur Not die Analyse der Galvanometerausschläge genügt. So wird es auch verständlich, warum Biedermann an diesem Nerven mit dem Galvanometer bei bloß subjektiver Beobachtung bereits annähernd sehr richtige Angaben über den Verlauf des Aktionsstromes bei Einzelreizen machen konnte. Die erste Ausbreitung zwar und der erste Anstieg geschehen bei gewöhnlicher Temperatur, wenigstens schneller, als nach der Fickschen Schätzung vermutet werden sollte. Die Geschwindigkeit war in meinen Versuchen 5 cm, nicht 1 cm pro Sekunde. Doch hat Fick vielleicht bei niedrigeren Temperaturen beobachtet. Von der Gestalt der Kurve selbst gibt Fig. 168 (Federzeichnung nach einem Originalnegativ) eine ungefähre Vorstellung.

Fig. 168.



Monophasische Aufnahme des Aktionsstromes des Verbindungsnerven von Anodonta.

Die lange Dauer der Negativitätswelle führt hier zu einer so bedeutenden Überlagerung der Phasen, daß der diphasische Strom trotz der geringen Fortpflanzungsgeschwindigkeit nur schwierig erkennbar ist.

Am marklosen Warmblüternerven liegen bisher nur einige wenige Versuche von Alcock [1]) vor, bei denen es sich nicht um Aufnahme einzelner Negativitätswellen handelt, sondern im wesentlichen nur Beobachtungen mit dem Galvanometer angestellt sind.

2. Geschwindigkeit der Negativitätswelle am Hechtolfactorius.

Schon in seiner ersten Mitteilung hat Garten [2]) angegeben, daß die Leitungsgeschwindigkeit am Olfactorius des Hechtes auf rund 20 cm zu veranschlagen sei. Sowohl Garten selbst hat später diese erste Angabe weiter bekräftigt, als auch Nicolai [3]) veranlaßt, eine Reihe von Versuchen anzustellen, durch welche diese erste Angabe im wesentlichen bestätigt wurde. Namentlich den Untersuchungen Nicolais und ihren späteren Fortsetzungen ist es zu danken, daß es gelang, bezüglich der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung eine Reihe von Punkten sicherzustellen, die sich im markhaltigen Froschnerven nicht mit ähnlicher Exaktheit untersuchen lassen. Vor allem wurde festgestellt, daß sowohl in zentripetaler als auch in zentrifugaler Richtung die Erregung gleich schnell und mit gleichförmiger Geschwindigkeit

---

[1]) Alcock, On mammalian non-medullated nerve, Journ. of Physiol. 30, Proc. 1904, p. 35. — [2]) Garten, Pflügers Arch. 77, 485, 1899. — [3]) Nicolai, Ebenda 85, 65, 1901; Engelmanns Arch. 1904, S. 578; 1905, S. 494.

geleitet wird. Dagegen zeigte sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit abhängig von der Temperatur (vgl. Burch, S. 888). Das letztere war namentlich mit Rücksicht auf entgegenstehende Angaben von G. Weiss[1]) wichtig, der den Einfluß der Temperatur geleugnet hatte. Sodann ergab sich, daß die Reizstärke und die Leitungsfähigkeit keinen Einfluß auf die Geschwindigkeit des Nervenprinzips habe[2]). Bei Reizung mit Induktionsschlägen zeigte sich keine merkliche Latenz, während beim konstanten Strom es bis zu $^1/_{20}$ Sekunde währen kann, bis die Reizung einsetzt (vgl. S. 834). Die außerdem von Nicolai beobachtete Erscheinung, daß die Fortpflanzung durch Reizung mit Induktionsströmen schneller erfolgt als nach Reizung mit konstanten Strömen, bedarf meines Erachtens noch näherer Aufklärung; sie hängen vielleicht mit elektrotonischen Erscheinungen zusammen.

Die Feststellung der Gleichförmigkeit der Fortpflanzung der Negativitätswelle gelang Nicolai durch Anwendung seiner Gabelmethode. Bei der einfachsten Form derselben sind drei aufeinander folgende, am Längsschnitt liegende Elektroden gemeinsam zum Capillarelektrometer abgeleitet. Die Negativitätswelle bewirkt nun jedesmal eine genügend scharf erkennbare Änderung des Meniskus, wenn dieselbe die drei Elektroden nacheinander passiert. Bei der gewöhnlichen Art der Messung von zwei oder drei Reizstellen aus ist es nur unter gewissen Voraussetzungen möglich, Rückschlüsse auf die konstante Ausbreitung der Nervenerregung zu ziehen[3]).

Einen sehr wichtigen Schluß aus den Versuchen von Nicolai hat Snyder gezogen, indem er aus denselben ableitete, daß die Änderung der Leitungsgeschwindigkeit mit der Temperatur pro 10° etwa zwei bis drei beträgt, daß also die Leitungsgeschwindigkeit über das Doppelte anwächst, wenn die Temperatur um 10° steigt. Es ist dies eine Zunahme, wie sie chemischen Prozessen eigentümlich ist[4]); und Snyder schloß daraus, daß die tiefer liegende Ursache der Nervenleitung nicht rein physikalischer Natur sein könne, sondern ein chemisches Phänomen darstellen müsse. Zu demselben Resultat führten Versuche über die Leitungsgeschwindigkeit im Froschischiadicus. K. Lucas fand in analogen Versuchen als durchschnittlichen Wert 1,79. Für das Anwachsen des kritischen Intervalles beim Froschnerven berechnet Snyder aus Versuchen von Burch und Gotch ähnliche Werte.

---

[1]) G. Weiss, Journ. de physiol. et de pathol. gén. 1, 1, 1899. — [2]) Man vgl. dazu: Bernstein, Pflügers Arch. 68, 95, 1897; 70, 367, 1898; Engelmann, Ebenda 66, 574, 1897; 69, 28, 1898; H. Piper, Zeitschr. f. Biol. 52, 41, 1909 (w. d. K.) Bezüglich der Nerven: Vintschgau, Pflügers Arch. 30, 17, 1883; 40, 68, 1887. Außerdem: Durig, Zentralbl. f. Physiol. 19, 805, 1906. — [3]) Man sehe außer den zitierten Abhandlungen von Nicolai auch noch Hermann, Pflügers Arch. 91, 189, 1902 u. f. — [4]) van 't Hoff, Vorlesungen über theoretische physikalische Chemie 1, 224, 2. Aufl. Man vgl. zur Orientierung von E. Cohen: Vorträge für Ärzte über physikalische Chemie, 4. Vortrag, S. 34, Leipzig 1907; Snyder, Engelmanns Arch. f. Anat. u. Physiol. 1907, S. 113 bis 117; Derselbe, Amer. Journ. of Physiol. 22, 179, 1908; Derselbe, Engelmanns Arch. 1907, S. 118 bis 128; Amer. Journ. of Physiol. 17, 350, 1906 bis 1907; ferner Aristides Kanitz über diese von ihm sogenannte R. G. T.-Regel (Reaktionsgeschwindigkeits-Temperaturregel), Biophysikal. Zentralbl. 2, 446, 1907; Zeitschr. f. Elektrochem. 1907, S. 707; Pflügers Arch. 118, 601, 1907; Maxwell, nach Lucas zitiert, Journ. Biol. Chem. 3, 359, 1907; C. Bazett, Journ. of Physiol. 36, 414, 1908; K. Lucas, Ebenda 37, 112, 1908.

3. Refraktäre Phase beim Hechtolfactorius.

Es war vorauszusehen, daß die Erscheinungen des refraktären Zustandes sich beim Hechtolfactorius noch wesentlich besser würden verfolgen lassen als beim Froschnerven, und W. Sulze[1]) konnte in der Tat zeigen, daß das kritische Intervall erheblich größer ist, indem es gegenüber 0,002 Sekunden bei 20° C und 0,012 Sekunden bei 2° C am Froschischiadicus (vgl. S. 886) zwischen den Werten 0,017 und 0,021 Sekunden bei 12° C schwankt. Bei 5° fand er Werte von 34 bis 35 σ (1 σ bekanntlich = $^1/_{1000}$ Sekunde).

In den meisten Versuchen war die Dauer des kritischen Intervalles nur wenig größer als die Anstiegdauer des einer einzelnen Reizung folgenden Aktionsstromes. Läßt man den zweiten Reiz etwas später einwirken, als der Dauer des absolut refraktären Zustandes entspricht, so bewirkt er zunächst nur eine Verlangsamung des Rückganges der Aktionsstromkurve. Bei weiterer Vergrößerung des einzelnen Intervalles bildet sich außerdem eine zweite Welle von zwar geringer Größe, aber von fast genau gleichem zeitlichen Verlauf wie die erste in dem Momente aus, in welchem die erste Welle abgelaufen wäre. Hier äußert sich also der refraktäre Zustand vor allem auch in einer Verzögerung der zweiten Reizwelle. Ist hinreichende Zeit gegeben, daß beide Aktionsströme vollständig ablaufen können, so erreichen beide Wellen die gleiche maximale elektromotorische Kraft. Eine tetanische Verschmelzung und Summation über das erste Maximum hinaus hat also Sulze nicht beobachtet.

C. Die Frage der Ermüdbarkeit der Nerven.

Die Erscheinungen der refraktären Phase könnten unter Umständen so gedeutet werden, als ob es sich um eine vorübergehende Ermüdung mit rascher Erholung des Nerven handelte. Immerhin ist das, was man gewöhnlich unter Ermüdung versteht, etwas anderes, wenn es auch fast ebenso schwer fällt, diesen Begriff exakt zu definieren, wie den der Erregung selbst. Da nun der sichere Nachweis für die Ermüdbarkeit der Nerven zuerst durch Beobachtung der Aktionsströme markloser Nerven, speziell des Hechtolfactorius, erbracht wurde, so will ich die ganze Frage an dieser Stelle behandeln.

Schon du Bois-Reymond hatte bemerkt, daß nach wiederholten Reizungen die mit dem Galvanometer gemessene negative Schwankung immer geringer und die letztere selbst immer kleiner wurde. Da aber eine deutliche Erholung bei späteren Reizen nicht zu sehen ist, oder wenigstens von du Bois-Reymond nicht berichtet wurde, so kann es sich möglicherweise nur um ein beschleunigtes Absterben der Nerven durch die Reizung und weniger um eine spezielle Ermüdung handeln. Ferner spielt die Frage der Restitution des Querschnittes hier hinein. Außerdem ist in den Versuchen du Bois-Reymonds nicht die rein lokale Ermüdung der direkt gereizten Stelle ausgeschlossen.

Bernstein[2]) ging zuerst zu systematischen Versuchen über. Er hob mittels eines konstanten Stromes die Leitung zum Muskel auf (vgl. Kap. XIII) und reizte oberhalb dieses Stromes den Nerven. Es ergab sich, daß der zu-

---

[1]) Sulze, Pflügers Arch. 127, 57, 1909. — [2]) Bernstein, Ebenda 15, 289, 1877.

gehörige Muskel nach Aufhören des blockierenden Stromes noch kräftig reagierte, wenn das Kontrollpräparat der anderen Seite wegen der Ermüdung des Muskels keine Zuckung mehr gab. Immerhin glaubte Bernstein, dabei eine lokale Ermüdbarkeit des Nerven an der direkt gereizten Stelle des Nerven konstatieren zu können.

Herzen[1]) hat wiederholt die Behauptung aufgestellt, daß der Nerv ermüdbar sei.

Wedensky[2]) vermied die schädigende Wirkung eines lange geschlossenen starken Stromes, indem er die Bernsteinsche Blockierung zwar zunächst mit einem starken Strome einleitete, aber mit einem nur sehr schwachen Strome weiter unterhielt. Wie später (S. 955) gezeigt werden wird, handelt es sich dabei um die sogenannte depressive Kathodenwirkung. Wedensky konnte dartun, daß sechs Stunden lang keine merkliche Ermüdung des Nerven stattfand. Maschek[3]) verwendete Äther, Bowditch[4]) Curare, Szana[5]) für den Vagus und Lambert[6]) für Sekretionsfasern das Atropin. Alle Versuche dieser Autoren, Ermüdung nachzuweisen, waren negativ[7]).

Ebenso fand Eve[8]) am Halssympathicus des Kaninchens noch nach zwölfstündiger Reizung eine Wirkung auf die Ohrgefäße. Brodie und Halliburton[9]) reizten sowohl den *Nervus splenicus* als auch den *Nervus ischiadicus* und verwendeten die Abkühlung als Block. Sie beobachteten die Volumenänderung der Milz bzw. des Beines. Namentlich am marklosen *Nervus splenicus* erhielten sie auf diese Weise keine Ermüdbarkeit des Nerven.

Tur[10]) untersuchte teils mit dem Galvanometer, teils mit dem Telephon die Aktionsströme der Ischiadici der Katzen und fand keinen Unterschied zwischen dem dauernd und nur probeweise gereizten Nerven.

Howell[11]), Budgett und Leonard benutzten zum Teil Kälte zur Blockierung des Nerven und konnten beim Warmblüter, sowohl bei der gefäßverengenden Wirkung des Sympathicus als bei den herzhemmenden Wirkungen des Vagus, keine Ermüdung konstatieren.

In ähnlicher Weise findet Beck[12]), daß trotz 17 stündiger Reizung des undurchschnittenen Sympathicus der Katze am Halse die erweiternde Wirkung auf die Pupille nur ganz unbedeutend kleiner wird.

Durig[13]) benutzte die rasche Aufhebung der Curarewirkung durch Physostigmin, um dem Experiment von Bowditch[14]) eine besonders elegante Form

---

[1]) Herzen, Arch. ital. 9, 15, 1887 (vgl. dazu Hermann, Jahresber. 1887, S. 14); vgl. außerdem Intermédiaire des biol. 1, 242, 1898; Boruttau, Intermédiaire des biol. 1, 146, 1898; Waller, Ebenda, p. 174. — [2]) Zentralbl. f. medizin. Wiss. 1884, S. 65; Ber. d. Petersburg. Ges. 30, Heft 1, 1900; Compt. rend. de l'Acad. des Sciences 117, 240. — [3]) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. 95, 109, 1887, Abt. 3; vgl. Radzikowski, Arch. intern. de Physiol. 2, 238, 1904. — [4]) Journ. of Physiol. 6, 133, 1885. — [5]) Szana, du Bois-Reymonds Arch. 1891, S. 315; vgl. Weekers, Arch. intern. de Physiol. 3, 417, 1906. — [6]) Compt. rend. d. la soc. d. biol. 1894, p. 511—513, und Contribution à l'étude de la résistance des nerfs à la fatigue (Thèse). Paris 1894. — [7]) Vgl. Edes, Journ. of Physiol. 13, 431 f., 1892. — [8]) Ebenda 20, 334, 1896. — [9]) Ebenda 28, 181, 1902. — [10]) Tur, Hermanns Jahresber. 1899, S. 30. — [11]) Howell, Journ. of Physiol. 16, 299, 1894. — [12]) Beck, Pflügers Arch. 122, 585, 1908; man vgl. Pflüger, der aus theoretischen Gründen die Ermüdbarkeit des Nerven postulierte, Pflügers Arch. 122, 596, 1908. — [13]) Durig, Zentralbl. f. Physiol. 15, 751, 1901. — [14]) Bowditch, Arch. f. Physiol. 1890, S. 505.

zu geben. Es gelang ihm so, den Ischiadicus bei einer Katze bis zu 10 Stunden zu tetanisieren, ohne daß sich nach plötzlicher Unterbrechung der Curarewirkung ein Unterschied zwischen der gereizten und nicht gereizten Seite gezeigt hätte.

Demgegenüber sah nun zuerst Miss Sowton[1]) unter Wallers Leitung am Hechtolfactorius deutliche Zeichen der Ermüdung und der Erholung. Gegen ihre Versuchsanordnung wurden von Garten[2]) Bedenken erhoben, indem es sich um den Bernsteinschen Einwand handelt.

Obschon nun Garten einige Male auch marklose Nerven gefunden hat, die nicht — oder jedenfalls bei den benutzten Reizstärken nicht — zu ermüden waren, so fand er doch andere, in denen diese Ermüdung sehr deutlich stattfand. Unter Umständen wird, wenn man von der der ableitenden Elektrode ferneren Reizstelle fortwährend tetanisiert, die negative Schwankung unmerklich. Benutzt man jetzt eine nähere Reizstelle, so erhält man zwar wieder solche Schwankungen, die aber nicht die frühere Größe zeigen und außerdem ihrerseits sehr rasch abnehmen. Es findet also nach Garten beides statt, sowohl Ermüdung der Reizstelle als auch Ermüdung des ganzen Nerven.

An den marklosen Nerven der Kephalopoden wurden durch Burian[3]) die Versuche von Garten in vorzüglicher Weise bestätigt, wobei er durch lokale Narkose das Vordringen der Erregung zum Erfolgsorgan verhinderte. Nach Burian bildet sich in erster Linie an der Reizstelle eine Unterwertigkeit aus, die sich sowohl in der Erhöhung der Reizschwelle als in einer Verlängerung des Refraktärstadiums äußert. Dieselben Zustände entwickeln sich in abgeschwächtem Maße auch in der Zwischenstrecke. Burian konnte neuerdings einem auf dem Kongreß geäußerten Bedenken Wedenskys gegenüber zeigen, daß diese Veränderung der Zwischenstrecke nicht durch elektrotonische von der Reizschwelle ausgehende Wirkungen bedingt ist.

Für den Froschnerven fand 1900 Carvallo[4]), daß beim gewöhnlichen Nervmuskelpräparat sich unter Umständen Ermüdungserscheinungen nachweisen lassen, die man nicht auf Ermüdung des Erfolgsorganes bzw. der Endplatte beziehen kann. Hielt er nämlich das Präparat, Nerv und Muskel, bei 19° C und reizte fortdauernd den Nerven, so erhielt er eine sich lange hinziehende Ermüdungskurve, die nun aber bedeutend kürzer wurde, wenn ein Stück Nerv allein zwischen Muskel und Reizstelle gekühlt wurde. Der Einfluß war um so stärker, je näher an Null das Nervenstück gehalten wurde. Erwärmte er dann dieses Nervenstück wieder, so konnte bei 19° eine längere Ermüdungskurve wahrgenommen werden. Kontrollversuche taten dar, daß die Erscheinung nicht durch die Abkühlung als solche, sondern nur durch Abkühlung in Verbindung mit frequenter Reizung erklärt werden kann.

Beim Ersticken des Nerven sah zunächst H. v. Baeyer[5]), genauer noch Fröhlich[6]) Erscheinungen, die von den Autoren als Ermüdung des Nerven bezeichnet wurden. Hierbei unterscheidet Fröhlich (vgl. Kap. XII über die

---

[1]) Sowton, Proc. Roy. Soc. 66, 379, 1900. — [2]) Garten, Beiträge z. Physiol. d. marklosen Nerven, S. 54 bis 58. Jena 1903. — [3]) Burian, Intern. Kongr. zu Heidelberg, Zentralbl. 1907, S. 493; Zeitschr. f. biolog. Techn. u. Meth. 1, 180, 1908. — [4]) Carvallo, Journ. de physiol. et de path. gén. 2, 549, 1900; Compt. rend. 130 (18), 1212, 1900. — [5]) Baeyer, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 2, 169 u. 180, 1903. — [6]) Fröhlich, Ebenda 3, 468, 1904; vgl. Fröhlich u. Tait, Ebenda 4, 105, 1904.

Wirkung von Narkotika auf den Nerven, S. 942) zwischen der Verlängerung des refraktären Stadiums und der eigentlichen Ermüdung, die beide durch die Erstickung herbeigeführt werden.

Genauere Untersuchungen über diese Frage stellte Thörner[1]) an, der gegen die erwähnten Versuche von Carvallo und v. Baeyer in bezug auf die Ermüdung des Nerven gewisse Einwände erhebt. Es soll sich dabei doch um Vorgänge im Nervenendorgan handeln können, indem dieses durch gerade maximale Erregungen leichter ermüde als durch übermaximale. Bei seinen eigenen Versuchen wurden die beiden Nerven eines Frosches zu einem Versuche verwandt. Beide Nerven waren zum Teil durch je eine Gaskammer gezogen und befanden sich mit diesem Teile in reinem Stickstoff. Der eine dieser Nerven wurde zentral von der Gaskammer (vgl. S. 939) dauernd tetanisiert. Es ließ sich dann durch Beobachtung des Aktionsstromes bei Anwendung geeigneter Prüfungsreize innerhalb und außerhalb der Kammer feststellen, daß die Erregbarkeit und Leitfähigkeit in der beeinflußten Strecke bedeutend schneller als bei den ruhenden, nicht tetanisierten Nerven herabsinkt.

Bei Nerven in Luft ließ sich auf dieselbe Weise ein Stadium beginnender Ermüdung feststellen, das als scheinbare Erregbarkeitssteigerung imponiert, indem nämlich die einzelnen Negativitätswellen eine Dehnung des zeitlichen Verlaufes zeigen und dadurch am (trägen?) Capillarelektrometer eine Erhöhung der maximalen elektromotorischen Kraft zeigen (vortäuschen?) können. (Vgl. S. 946.)

Der Umstand, daß Garten auch scheinbar nicht oder wenig ermüdende, marklose Nerven fand, und daß es am markhaltigen Nerven so schwer möglich ist, eine Ermüdbarkeit überhaupt darzutun, berechtigt wohl zu dem Satze: daß im Nerven, wenn er in normaler Lage sich befindet, praktisch Ermüdungserscheinungen sich nicht geltend machen, sowenig wie beim Herzen, das in der Pause hinreichend Zeit zur Erholung findet.

Da aber immerhin die marklosen Nerven des Hechtes (und bei einigen vorläufigen Versuchen scheint mir auch für die Verbindungsnerven von Anodonta ähnliches der Fall zu sein) solche Ermüdungserscheinungen leichter zeigen, so kam Waller auf den Gedanken, es möchte die Markscheide wesentlich für die rasche Restitution des markhaltigen Nerven sein. (Vgl. S. 815.)

D. Die positive Nachschwankung und Treppe.

Hering beobachtete im Gegensatze zur Angabe du Bois-Reymonds, „daß die Nadel des Multiplikators nach dem Tetanisieren stets nur mehr oder weniger unvollständig ihren früheren Stand wieder einnimmt[2])“, als erster, daß tatsächlich nach Tetanisieren (bei Beobachtung mit dem Galvanometer) die negative Schwankung des Nervenstromes von einer positiven gefolgt ist[3]). Hering glaubte, daß gerade die frischen Nerven diese positive Nachschwankung in besonderer Weise zeigen. Der Versuch, auch nach einer Einzelreizung die positive Nachschwankung nachzuweisen, gelang Head[4])

---

[1]) Thörner, Verworns Zeitschr f. allgem. Physiol. 8, 530, 1908; vgl. J. Tait, Quart. Journ. of exper. Physiol. 1, 79 f., 1908 (w. d. K.) u. Tait u. Gunn, Ebenda p. 191. — [2]) Unters. über tierische Elektrizität 2, 565, 1849. — [3]) Hering, Über positive Nachschwankung des Nervenstromes nach elektrischer Reizung, Sitzungsberichte d. K. Akad. d. Wiss., 3. Abt., 89, 137 f., 1884. — [4]) Head, Pflügers Arch. 40, 234, 1887.

bei Untersuchung mit dem Rheotom nicht. Waller[1]) wurde bei seinen Beobachtungen wiederholt auf das Phänomen geführt. Wir werden später (Kap. XII) noch einige Beispiele hierfür sehen. Im Gegensatz zu Hering ist er aber der Ansicht, daß frische Nerven die Erscheinung am wenigsten zeigen, am stärksten „Stale Nerves“, also irgendwie ermüdete oder abgespannte Nerven. Da die letzteren bereits während des Tetanisierens nach Waller die Erscheinung zeigen sollen, so vermutete Boruttau[2]) wohl mit Recht, Waller sei bei seinen Versuchen durch den überwiegenden Anelektronus der tetanisierenden Ströme wie schon frühere Forscher[3]) getäuscht worden. Für die eigentliche positive Nachschwankung nach dem Aufhören des Tetanisierens ist diese Deutung natürlich nicht möglich, und Garten[4]) konnte die Erscheinungen am Hechtolfactorius sowohl bei kurz dauernder tetanischer Reizung, namentlich aber auch bei der Einzelreizung beobachten.

Die Erklärung der Erscheinung ist nicht so einfach. Vor allen Dingen läßt sich auch heute noch nicht entscheiden, ob dieselbe auf stärkerem Positivwerden — was Hering und seine Schüler annehmen — der proximalen Elektrode, oder auf einem stärker Negativwerden der distalen beruht. An die letztere Möglichkeit denkt namentlich Gotch[5]). Die Heringsche Auffassung hängt eng mit Herings Vorstellung über Assimilierungs- und Dissimilierungsprozesse zusammen. Die Nervenstelle, über die eine oder mehrere Negativitätswellen dahingegangen sind, zeigt später überwiegende Assimilierung oder wenigstens verminderte Dissimilierung (Zunahme der Positivität). Eine eigentliche Positivitätswelle hat man dabei (vgl. Garten, l. c., S. 52) kaum anzunehmen, wobei ich es nicht als ausschlaggebend betrachten möchte, daß der Vorgang der positiven Schwankung wesentlich längere Zeit dauert als eine einfache Negativitätswelle in Anspruch nimmt (3 Sek. gegenüber 0,3 für den Ablauf des Aktionsstromes beim Hechtolfactorius). Am ganz frischen Nerven hinterläßt eine einfache Erregungswelle wohl kaum eine nennenswerte Nachwirkung. Beim herausgeschnittenen Nerven ist das sehr leicht der Fall; namentlich, wenn tetanische Reizung des Nerven stattfindet, gerät derselbe in einen Zustand, der schwacher Narkose ähnlich ist, und die Dehnung des absteigenden Schenkels der Aktionsstromkurve werden wir in Kap. XII als charakteristisch hierfür kennen lernen. Bei doppelter Längsschnittableitung hätte nun die Annahme, daß eine solche Nachwirkung[6]) am längsten an der distalen Elektrode bestehen bleibt, wenig Bedenken. Aber auch, wenn die distale Elektrode am Querschnitt selbst liegt, ist zu beachten (vgl. S. 896), daß ja hier immer eine Tendenz zum Auftreten der zweiten Phase, wenn auch stark abgeschwächt, bestehen bleibt. Garten gibt Beispiele einer relativen positiven Nachschwankung, bei denen der Verlauf der positiven Nachschwankung der gleiche ist, wie in den übrigen Fällen nach einer tetanischen Reizung und nur der ursprüngliche Stand des Meniskus seines Capillarelektrometers nicht erreicht wird. Kurz, man kann der Meinung sein, daß die positive Schwankung nur dann vorkommt, wenn der Demarkationsstrom nicht mehr seinen vollen Normalwert hat, und Negativitätswellen dementsprechend bis an die zweite Elektrode hindringen können. Es scheint mir daher

---

[1]) Waller, Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London **188** (Ser. B), 1 f., 1897. — [2]) Boruttau, Pflügers Arch. **84**, 345, 1901; **115**, 300 f., 1906. — [3]) Vgl. Hermann, Handb. d. Physiol. **2** (1), 142. — [4]) Garten. Beitr. z. Physiol. d. marklosen Nerven 1903, S. 59; vgl. Biedermann, „Über das elektromotorische Verhalten der Muskelnerven bei galvanischer Reizung“, Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, **93**, 56 (3. Abt.), 1886; man sehe auch die Darstellung der Biedermannschen Versuche bei Garten, l. c., S. 7, vgl. S. 79. — [5]) Gotch, Text Book of Physiol. **2**, 540 Edinburgh u. London 1900. — [6]) Daß ein negativer konstanter (Vor- und) Nachschlag, der ohne Dekrement die Negativitätswelle begleitet, in der diphasischen Aktionsstromkurve unerkennbar bleiben kann, erhellt aus der auf S. 883 abgebildeten Figur Hermanns (punktierte Linien).

bis jetzt nicht erwiesen, daß die positiven Nachschwankungen durch Veränderungen lediglich der proximalen Elektrode bedingt sind. Wäre das Letztere aber dargetan, so wäre immer noch nicht gezeigt, daß ein dem Negativwerden entgegengesetztes Geschehen hier Platz greifen muß. Wir wissen nicht, ob die negative Nachwirkung nicht einen dauernden Rückstand hinterlassen kann, der tonischen Kontraktion der Muskeln entsprechend, und ob die Positivität nicht im einfachen vorübergehenden Nachlassen eines solchen von früherer Reizung her bestehenden Nerventonus bestehen könnte [1]).

Im Anschluß an die positive Nachschwankung sei noch des Phänomens der Treppe kurz Erwähnung getan. Die besten Beispiele dafür hat auch Garten [2]) geliefert. Das Phänomen besteht darin, daß durch Tetanisierung die erzielbaren Ausschläge am Galvanometer und Capillarelektrometer wachsen können. Es ist bisher nicht über jeden Zweifel sicher gestellt, daß die maximale, elektromotorische Kraft ebenfalls zunimmt (also der Gipfel der Aktionsstromkurve), da genau analysierte Aktionsstromwellen bei Einzelreizung noch nicht vorliegen [3]).

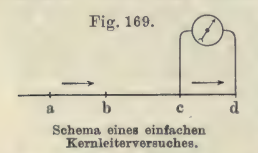
Mit der Erscheinung der Treppe vielleicht nahe verwandt ist die Erhöhung der Anspruchsfähigkeit durch vorhergehende Reizung. So sah Garten (l. c., S. 61) die unwirksamen Schließungsschläge bei Reizung mit abwechselnd gerichteten Induktionsschlägen wirksam werden.

Das der Treppe entgegengesetzte Phänomen, die Abnahme, läßt sich natürlich leichter beobachten, und steht in engem Zusammenhang mit der im vorigen Abschnitt diskutierten Frage der Ermüdbarkeit des Nerven. (Man sehe die dort angegebene Literatur!)

VIII. Die Erscheinungen am Kernleiter, speziell am Idealkernleiter.

Matteucci [4]) machte die Beobachtung, daß angefeuchtete übersponnene Drähte gewisse Erscheinungen zeigten, wie sie ähnlich auch im Nerven auftreten. Leitet man einem solchen umsponnenen Draht einen Strom zu, etwa an den Punkten a und b, so kann man von den Punkten c und d einen zweiten zum Galvanometer ableiten (Fig. 169), obschon es nicht möglich ist, irgend eine Einwirkung auf das Galvanometer zu erhalten, wenn es sich auch entweder um einen Draht allein oder um einen homogenen feuchten Leiter handelt. Denkt man sich den abgeleiteten Strom in dem Draht ergänzt, so wie die Fig. 169 es zwischen c und d zeigt, so ist dieser Teil stets gleichgerichtet dem zugeleiteten polarisierenden Strom. Matteucci behauptet eine innere Verwandtschaft dieser

Fig. 169.



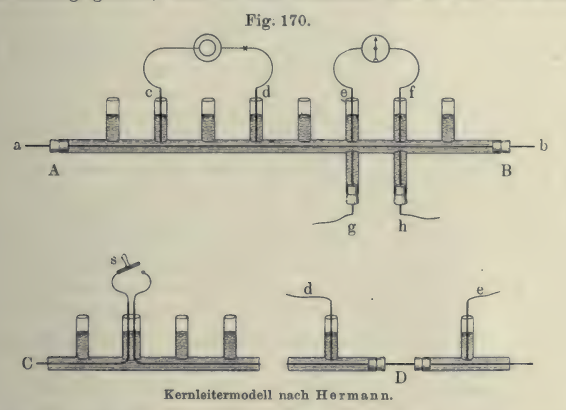
Schema eines einfachen Kernleiterversuches.

[1]) Vgl. übrigens Garten, l. c., S. 87 u. 88. — [2]) Derselbe, l. c., S. 58 bis 59. — [3]) Man vgl. namentlich Fröhlich, Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung, Zeitschr. f. allg. Physiol. 9, Sammelref. (vgl. S. 946). — [4]) Matteucci, Sur le pouvoir électromoteur secondair des nerfs et son application à l'électrophysiologie, Compt. rend. 56, 760, 1863. Fernere Abhandlungen desselben über diesen Gegenstand in den Compt. rend. 65, 151 f., 884 bis 886, 1867; 66, 580, 1868; und Ann. de chim. et de physique 12, 97 u. 104, 1867; 14, 150 u. 366, 1868. Man sehe ferner: Proc. Roy. Soc. 16, 259, London 1868. Bezüglich Cantoni, Eccher, Moleschott sehe man Hermann, Pflügers Arch. 5, 265 u. 266, 1872; man sehe auch Schiff, Zeitschr. f. Biol. 8, 91, 1872.

so zu beobachtenden elektrischen Erscheinungen mit den Vorgängen am Nerven, und insofern ist er als der wahre Vater aller sogenannten Kernleitertheorien zu betrachten. Doch ist sich Matteucci nicht über den inneren Mechanismus der Erscheinung so vollkommen klar geworden wie späterhin F. W. Kohlrausch und namentlich Hermann [1]). Der letztere hat sich dann eingehender damit beschäftigt und eine große Reihe von Versuchen zur Theorie der Kernleiter, wie er die Kombination nannte, geliefert. An Stelle der umsponnenen Drähte Matteuccis diente ihm die folgende Einrichtung zur Darstellung der Hauptphänomene:

Eine Glasröhre ist mit einer Reihe nach oben bzw. unten gerichteter Ansätze verbunden. Durch die Glasröhre ist ein sehr dünner Platindraht gezogen, das Lumen der Glasröhre ist bei der einfachsten Anordnung mit Zinksulfatlösung gefüllt, und in den Ansätzen finden sich entweder ein-

Fig. 170.



Kernleitermodell nach Hermann.

gehängt oder auch bei nach unten gerichteten Ansätzen mit durchbohrten Stopfen eingesetzte Stäbe aus amalgamiertem Zink, mittels deren die Ableitung zum Galvanometer erfolgen kann. (Fig. 170.) In dieser einfachsten Form läßt sich zunächst die Fundamentalerscheinung auf das prächtigste demonstrieren, stets im Sinne des eben ausgesprochenen Gesetzes. Jede Unterbrechung des Kerndrahtes (bei *C*) hat auch das Ausbleiben der abgeleiteten Ströme zur Folge, desgleichen aber auch eine jede vollständige Unterbrechung der Hülle (bei *D*). Beide müssen kontinuierlich ineinander gehen oder wenigstens Verbindung miteinander haben. Ersetzt man den Platindraht durch einen amalgamierten Zinkdraht, während die Flüssigkeit Zinksulfat ist, so werden die Erscheinungen praktisch gleich Null. Nur bei sehr großen Stromstärken [2]) erhält man auch hier dem Verhalten des gewöhnlichen Kernleiters analoge Erscheinungen, die aber vielleicht nur von einem Rest Polarisierbarkeit herrühren. Ist der Kernleiter begrenzt, so findet sich eine gewisse Art von Spiegelung. Die mathematische Entwickelung für den zylindrischen Kern-

[1]) Hermann, Pflügers Arch. 5, 264 u. f., 1872; vgl. Ebenda 6, 312, 1872; 7, 301, 1873. — [2]) Grünhagen, Ebenda 35, 527, 1885.

leiter, soweit sie ruhende Zustände betrifft, ist von E. H. Weber[1]) gegeben worden, doch ist sie zu kompliziert, als daß hier näher auf dieselbe eingegangen werden könnte.

Für zeitliche Veränderungen habe ich[2]) später den Weg gezeigt, auf dem man zu einer vollständigen Lösung gelangen kann. Bei der Weberschen Ableitung sowohl, wie auch bei der meinigen liegt die Komplikation darin, daß auch die Dicke des Kernleiters berücksichtigt wird. — Viel einfacher gestalten sich die Verhältnisse, wenn man innerhalb eines Querschnittes sowohl in der Hülle für sich wie im Kern für sich das Potential „konstant" annimmt. Man wird dann glatt auf die Wärmegleichung geführt.

Schon Hermann[3]) hat in seinem Handbuch bemerkt, daß man bestenfalls zu einer der Wärmegleichung „analogen" Gleichung kommt. Ich habe lange Zeit dieses Wort „analog" in dem Sinne aufgefaßt, als ob Hermann damit nur sagen wolle, der allgemeine Charakter der Erscheinung entspreche ganz ungefähr der Wärmegleichung. Wie aus den späteren Mitteilungen Hermanns ersichtlich ist, meint derselbe aber unter einer Gleichung, die der Wärmegleichung analog ist, eine solche, die nach meiner Ausdrucksweise mit ihr identisch sein würde, indem nur die Bedeutung der Buchstaben geändert ist. Ich hatte daher, solange ich mich nicht selbst mit dem Problem beschäftigt habe, nicht geglaubt, daß die Vorgänge am Kernleiter in erster Annäherung geradezu zur Wärmegleichung führen, und wurde in dem Glauben bestärkt, da Hermann[4]) vor mir niemals eine formelle Ableitung der Kernleitergleichung gab. Auf Hoorwegs[5]) glücklichen Vergleich mit dem Kabel komme ich unten noch zu sprechen. Ich kannte denselben nicht, als ich selbst mich mit dem Problem beschäftigte und nun in der Tat glatt zur Wärmegleichung geführt wurde. Erst nachdem ich alle Hauptresultate schon gefunden hatte, nahm ich von Hoorwegs Abhandlung Kenntnis und nannte ihn dann natürlich an der Spitze meiner diesbezüglichen Mitteilungen. Die Erfassung der echten Pseudowelle mit ihrer zweiten Phase ist übrigens Hoorweg nicht gelungen. Sein diesbezüglicher Versuch ist mathematisch unrichtig.

Indem für nähere mathematische Ableitungen auf die zitierte Originalliteratur hingewiesen werden muß, beschränke ich mich hier auf die Darlegung der gewonnenen Resultate.

Wir nehmen an, es sei an einem sehr langen Kernleiter in der Mitte eine kleine Stelle anodisch oder kathodisch polarisiert worden. Man kann das annähernd in der Art verwirklichen, daß man den Kerndraht mit dem einen Pol der sekundären Spirale eines Induktionsapparates verbindet und die Hülle mit dem anderen. Durch den Induktionsschlag wird dann eine Polarisation der verlangten Art erzeugt. Man kann die Frage aufwerfen: Nach welchen Gesetzen verbreitet sich diese Polarisation? — Es ist zunächst klar, daß von der polarisierten Stelle kleine Strömchen ausgehen müssen, die die Nachbarstelle nach einiger Zeit ähnlich polarisiert haben, während der Polarisationszustand der ursprünglichen Stelle abnimmt. Von den neu polari-

---

[1]) H. Weber, Borchards Journ. f. Mathematik **76**, 1, 1872. — [2]) Über einen allgemeinen Weg, Kernleiterprobleme exakt zu lösen, Zeitschr. f. Biol. **41**, 304, 1901; im übrigen vgl. man: Zum Kernleiterproblem, Ebenda **37**, 550, 1899; Zum Kernleiterproblem, Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Heft **1**, 1899; Über Wellen und Pseudowellen, Zeitschr. f. Biol. **40**, 393, 1900; Über die Vorgänge am begrenzten Idealkernleiter, Ebenda **40**, 477, 1900; Experimentelle Untersuchungen am Kernleiter, Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Heft 1, 1900. — [3]) Handb. d. Physiol. **2** (1), 195. — [4]) Auch nicht Pflügers Arch. **71**, 284 f., namentlich 289, 1898. — [5]) Hoorweg, Pflügers Arch. **71**, 128 bis 157, 1898.

sierten Stellen gehen ebenfalls wieder solche Strömchen aus, und man erkennt ohne weiteres, daß die ursprünglich dem Kerndraht mitgeteilte polarisatorische Ladung notwendig die Tendenz haben muß, sich längs des Kerndrahtes zu verbreiten. — Unter gewissen Vereinfachungen der Voraussetzungen — wie man sie bei derartigen Problemen immer machen muß — kann man also sagen, daß nach obigem diese Ausbreitung analog der Ausbreitung der Wärme in einem zylindrischen Stabe stattfindet. Wäre die Polarisierbarkeit des Platindrahtes eine möglichst vollkommene, würde dieselbe z. B. Stromfäden — die in den Kern einzutreten oder aus ihm auszutreten die Tendenz haben — vollkommen zu annullieren vermögen (strenger mathematisch formuliert: würde die sogenannte Polarisationsgeschwindigkeit, d. h. die Änderung der Polarisationsgröße mit der Zeit, nur einfach proportional sein der Dichte des die polarisierende Trennungsfläche durchsetzenden Stromes), so würde sich die Ausbreitung der mitgeteilten Polarisation in diesem Kernleiter so verhalten wie die Ausbreitung der Wärme eines an einer einzigen Stelle erwärmten Stabes, der von einer für Wärme absolut undurchlässigen Hülle umgeben ist. In Wirklichkeit ist aber die Polarisierbarkeit des Kernes keine vollkommene. Aber auch jetzt besteht in erster Annäherung noch die Analogie mit der Verbreitung der Wärme in einem zylindrischen Stabe. Nur ist dieser Stab jetzt nicht mehr von einer schützenden, absolut für Wärme undurchlässigen Hülle umgeben, sondern er verliert Wärme an die äußere Umgebung. Der Unterschied in den beiden Fällen ist vollkommen klar. Im Falle der für Wärme absolut undurchlässigen Hülle verteilt sich diese Wärme am Schluß, nach unendlich langer Zeit, lediglich gleichmäßig über den ganzen Stab. Im Falle der Wärmeausstrahlung nach außen ist nach hinreichend langer Zeit der Stab überall wieder auf der Anfangstemperatur, die wir willkürlich gleich Null angeben können, d. h. er hat die Temperatur der Umgebung angenommen. Bei einem idealen Kernleiter ohne Depolarisation würde die einmal mitgeteilte Ladung unverwüstlich sein. Sie würde nur nicht mehr nach genügend langer Zeit auf eine einzige Stelle beschränkt sein, sondern sich gleichmäßig über den Kern ausgedehnt haben. Beim idealen Kernleiter mit Depolarisation geht diese einmal mitgeteilte Ladung schließlich vollständig verloren. Die Analogie zwischen den Wärmeleitungsphänomenen und den Erscheinungen an den beiden Arten der Idealkernleiter ist eine so vollständige, daß man sich auf das leichteste über gewisse Fragen Rechenschaft geben kann, wofern man sich nur an die Verhältnisse bei der Wärmeleitung erinnert. — So ist klar, daß, wenn man einen Stab ausschließlich an einer Stelle, und zwar in der Mitte erwärmt hat, bis zum Schluß diese Stelle auch die höchste Temperatur zeigen wird. Es ist ganz unmöglich, daß der Ort der höchsten Temperatur wandert. Etwas wie eine „Welle“ im strengen Sinne des Wortes ist bei dem Ausgleich des auf diese Weise nur einsinnig polarisierten Kernleiters nicht denkbar. Betrachten wir aber eine Stelle, die von der ursprünglich erwärmten Mitte um ein kleines Stück entfernt liegt, so hat sie im Anfang die Temperatur Null, am Schluß zwar nicht die Temperatur Null, aber — da die Wärme der einen Stelle sich über den ganzen Stab schließlich gleichmäßig verteilen muß — so hat sie in späterer Zeit jedenfalls nur einen sehr kleinen Wert. Dazwischen wird sie aber offenbar von der nahegelegenen ursprünglich erwärmten Mitte einmal merklich erwärmt werden. Es wird

also unsere Stelle nahe der Mitte im Moment der Erwärmung der Mitte noch keine Temperatursteigerung verraten, wenn man den Umstand berücksichtigt, daß alle unsere Meßinstrumente erst von einer gewissen Schwelle an reagieren. Nach einiger Zeit wird aber ihre Wärme zunehmen, ein Maximum erreichen und dann wieder abnehmen, und zwar ist leicht einzusehen, daß dieses Maximum um so später erreicht wird, je weiter von der Mitte der Punkt entfernt ist. Es findet also zwar nicht ein Wandern eines örtlichen Erwärmungsmaximums, wohl aber ein Wandern eines zeitlichen Maximums der Erwärmung statt, Zustände, wie sie sich ähnlich ergeben würden, wenn eine dekrementielle Welle existierte.

Genau so wie beim erwärmten Stabe die Wärmemenge sich verteilt, so wandert beim Idealkernleiter mit oder ohne Depolarisation die ursprünglich ihm mitgeteilte polarisatorische Ladung.

Einen zweiten interessanten Fall erhalten wir aus unserem Vergleich dann, wenn wir an einer Stelle des Stabes dafür sorgen, daß die Temperatur konstant erhalten wird. Ist der Stab von einer adiabatischen Hülle umgeben, so nimmt er schließlich die Temperatur der einen Stelle vollständig an. Auf den Kernleiter ohne Depolarisation bezogen will das heißen: Leitet man durch Kerndraht und Hülle einer Stelle einen konstanten Strom zu, so wird der ganze Kerndraht einseitig polarisiert, und zwar an allen Punkten in gleicher Stärke. Es ist klar, daß man von einem solchen Idealkernleiter ohne Depolarisation extrapolar — im Falle des Gleichgewichts — einen Strom nicht wird ableiten können, da die Punkte des Kerns in gleicher Weise elektromotorisch wirksam sind. Ist aber unser Wärmestab von einer undurchlässigen Hülle nicht umgeben, so bleibt die Zuleitungsstelle der Wärme ad maximum erwärmt. Von da ab aber fällt die Temperatur des Stabes allmählich (genauer in einer Exponentialkurve) ab. Ganz analog fällt der Polarisationszustand beim Idealkernleiter mit Depolarisation bei Zuleitung eines konstanten Stromes zum Kern einerseits und zum Punkte der Hülle andererseits allmählich ab, und wir bekommen jetzt ableitbare Ströme.

Man kann in der Analogie noch weiter gehen. Man kann bei einem Stab eine Stelle nahe der Mitte dauernd auf $+t$ erwärmen und eine ihr symmetrisch gelegene dauernd auf $-t$ abkühlen und die Temperaturverhältnisse, die sich dann im Stab entwickeln, z. B. mit Wärme durchlässiger Hülle, entsprechen vollkommen den Verhältnissen, die ein Idealkernleiter mit Depolarisation zeigen würde bei der Zuleitung eines Stromes zu zwei Punkten seiner Hülle. Extrapolar müssen sich, wie eine kleine Überlegung zeigt, Ströme ableiten lassen, die im Kern dem polarisierenden Strom gleichgerichtet sind. Wenn man an einer von zwei zur Mitte symmetrischen Stellen unserem Wärmestab — und zwar betrachten wir nur der Einfachheit halber den mit absoluter Wärmehülle umgebenen — eine gewisse Wärmemenge mitteilt und an der anderen Stelle eine ebenso große entzieht, so kann man sich von dem zeitlichen Verlauf des An- und Abklingens der Temperatur im Stab vollkommen befriedigend Rechenschaft geben, wenn man für jede Stelle gesondert die Verbreitung der Temperaturen so konstruiert und die erhaltenen Resultate in jedem Moment algebraisch summiert. Während nun aber bei einer einzelnen Stelle am unendlich lang gedachten Stabe die ursprünglich erwärmte oder abgekühlte Stelle stets und zu jeder Zeit das Maximum der

Erwärmung oder Abkühlung zeigen muß, ist dies infolge der Superposition der beiden entgegengesetzten Zustände geändert. Sobald zwei entgegengesetzt temperierte Stellen am Stab in Betracht kommen, findet ein örtliches Wandern des Temperaturmaximums bzw. -minimums statt. Dabei muß dieses Maximum selbst bei der Wanderung notwendig fortwährend kleiner werden. In unserem betrachteten Falle wandern Maximum und Minimum von der Mitte weg. Aber abgesehen von dem naturnotwendigen Dekrement ist auch wichtig zu bemerken, daß die Wanderung mit abnehmender Geschwindigkeit stattfindet. Die Wanderung, um die es sich hier handelt, verdient nicht den Namen „Welle". Sie ist besser als Pseudowelle zu bezeichnen. — Genau so nun, wie es in dem betrachteten Falle eine Pseudowelle des Maximums der Erwärmung bzw. der Abkühlung gibt, so gibt es bei dem Idealkernleiter eine Pseudowelle der positiven und negativen Polarisation.

Man kann die Ähnlichkeit in der Analogie zwischen unserem erwärmten Stabe und dem Idealkernleiter noch weiter treiben, wenn man sich an passenden zwei Stellen des Stabes die Spitzen zweier Thermoelemente angelegt denkt. Die Berührungsfläche der Lötstelle mit dem Stabe sei so klein gedacht, daß eine merkliche Störung des Verlaufes der Wärmebewegung im Stabe dadurch nicht herbeigeführt wird. Verbindet man dann die beiden Thermoelemente mit einem geeigneten Galvanometer, so bekommt man im Prinzip dieselben Ausschläge, wie man sie auch von einem Idealkernleiter mit oder ohne Depolarisation erhalten würde. Man würde im stationären Zustande sowohl eine konstante — den elektrotonischen Erscheinungen analoge — dauernde Ableitung der Galvanometernadel, der Saite im Saitengalvanometer, der Saite im Saitenelektrometer usw. erhalten als auch bei Erzeugung der echten Wärmepseudowelle eine erste und zweite Phase.

Wenn man berücksichtigt, daß zur Ermöglichung der Berechnung gewisse Vereinfachungen der Voraussetzungen gemacht werden müssen, daß die Polarisation in Wirklichkeit die einfachen Gesetze nicht genau befolgt, die bei der Entwickelung der Kernleitergleichung angenommen werden, so kann man ruhig sagen, die bisher an Kernleitern beobachteten Tatsachen sind in vollkommener Übereinstimmung mit der Theorie sowohl im stationären Zustand als auch bei der Beobachtung des zeitlichen Ablaufes nach Zufuhr kurzdauernder Stromstöße zum Kernleiter. Namentlich die von Hermann und Samways beobachteten und jahrelang von Hermann selbst für wellenförmige Fortpflanzungen der Polarisation am Kernleiter gehaltenen Erscheinungen stimmen genügend genau mit dem überein, was die Theorie vorhersehen läßt[1]). Wahre Wellenerscheinungen, das muß ich mit Rücksicht auf das Folgende hervorheben, sind an einfachen Kernleitern bisher noch nicht beobachtet worden. Es kommt dies daher, daß die Selbstinduktion an den bisher konstruierten Kernleitern ohne merklichen Einfluß auf den Ablauf der Erscheinungen ist. Wäre dies der Fall, dann würde allerdings die einfache Pseudowelle des gewöhnlichen Kernleiters, wie namentlich die Erfahrungen am Pupinschen Kabel zeigen, einen Verlauf nehmen, der sie echten Wellen nähern würde.

Künstlich kann man kernleiterähnliche Gebilde konstruieren, die Ähnliches leisten, aber — das muß ich Hermann gegenüber betonen — für den Matteuccischen Kernleiter in seinen bisher konstruierten Formen kommt für die Beurteilung der Haupterscheinung die Selbstinduktion nicht in Betracht. (Vgl. S. 930.)

Anstatt die Kernleitererscheinungen mit der Wärme zu vergleichen, kann man sie natürlich in Parallele stellen mit allen Vorgängen, die die Wärmegleichung befolgen. Da sind z. B. die Diffusionserscheinungen, und in diesem Sinne könnte man die Äußerung Matteuccis: die Kernleitervorgänge beruhten auf Diffussion der elektrolytischen Produkte, auch heute noch verteidigen. Am

---

[1]) Hermann u. Samways, Pflügers Arch. 35, 1 bis 26, 1885. Dasselbe gilt von Boruttaus Versuchen, soweit sie den Kernleiter betreffen (vgl. S. 927).

weitgehendsten ist die Analogie mit dem Kabel, das sich kondensatorisch ebenso zu laden vermag wie der gewöhnliche Platindrahtkernleiter polarisatorisch. Während der letztere Verluste der polarisatorischen Ladung durch freiwillige Depolarisation erleidet, findet am Kabel Verlust der Ladung durch mangelhafte Isolation statt. Im übrigen aber verhalten sich polarisatorische und kondensatorische Ladungen mathematisch ziemlich gleich, und man kann daher sagen: die Kernleitergleichung sei die Kabelgleichung (Hoorweg). Es unterliegt auch keinem Zweifel, daß, wenn man Kabel von genügend hoher Kapazität konstruieren könnte, sie sich in allen wesentlichen Punkten verhalten würden wie der Platindrahtkernleiter in Zinksulfatlösung.

Von den Eigenschaften der Kabel sei hier noch an die folgende eigens erinnert: Wenn man das eine Ende eines transatlantischen Kabels mit einer konstanten Batterie verbindet, so ist durchaus nicht schon unmittelbar oder in jener kurzen Zeit, die der Fortpflanzung elektrischer Wellen entsprechen würde, auch an dem anderen Ende das Maximum des Effektes merklich. Es dauert vielmehr ansehnliche Bruchteile einer Sekunde — unter Umständen sogar mehr wie eine solche — bis das Maximum der Wirkung am anderen Kabelende eintritt. Aus dem Vorhergesagten ergibt sich schon, daß der Kernleiter sich durchaus analog verhält.

Aus dem oben erwähnten Umstande, daß die Voraussetzungen der Theorie nicht streng richtig sind, erklärt es sich, daß eine Reihe von Erscheinungen von der Theorie abweichen, wenn im großen und ganzen auch die Wärmegleichung gilt. Am meisten macht sich geltend, daß für die positiven Polarisationen und für die negativen gewissermaßen andere Konstanten gelten, während der Idealkernleiter strenge Symmetrie für Anode und Kathode verlangt, ebenso natürlich das Kabel. Dadurch werden die Erscheinungen, die auftreten, ungefähr so — allerdings in sehr grober Annäherung —, wie sie sich analog bei einem erwärmten Stabe verhalten würden, der aus zwei Hälften von verschiedenem Leitungsvermögen oder auch verschiedenem Querschnitt und verschiedenen äußeren Ableitungsbedingungen für die Wärme bestände. In bezug auf den Kernleiter ergibt sich dann folgendes: Die anelektrotonischen und die katelektrotonischen Erscheinungen sind nicht gleich. Bald überwiegen die einen, bald die anderen ableitbaren Ströme. Hermann hat mehrere Beispiele solcher asymmetrischer Kernleiter angegeben. Der Platindrahtkernleiter in Zinksulfatlösung ist übrigens nahezu symmetrisch in bezug auf anodische und kathodische Veränderungen. Zu beachten ist, daß gewisse Erscheinungen am Nerven — eben die sogenannten elektrotonischen — sich ähnlich verhalten wie an solchen asymmetrischen Kernleitern.

Die bisher betrachteten Kernleiter sind aus einem Metall und einer Elektrolytlösung zusammengesetzt. Es müssen aber, wie aus der Analogie mit dem Kabel hervorgeht, sich Kernleiter nur aus Elektrolytlösungen bzw. Nichleitern, ohne Metall herstellen lassen, bei denen es sich nicht um polarisatorische, sondern um kondensatorische Ladungen handelt. (Vgl. 918.) Man braucht sich ja nur vorzustellen, daß drei Schichten konzentrisch miteinander verbunden sind, von denen die innere und die äußere relativ gut leiten, während die Mittelschicht großen Widerstand darbietet. Um solche dreischichtige Kernleiter handelt es sich vielleicht in den getrockneten und wieder angefeuchteten Gräserhalmen und Krebsfüßen, auf die Hering und

Biedermann [1]) aufmerksam machen. Sie bezeichnen Grünhagen als jenen, auf den diese Art Kernleiter zurückzuführen wäre. Ursprünglich schwebte aber Grünhagen [2]) ein zweischichtiger Kernleiter vor, mit schlechter leitendem und später besser leitendem Kern. Ein solches Gebilde aus zwei Elektrolytlösungen (ohne Polarisierbarkeit derselben gegeneinander) gibt zwar für die konstante Durchströmung zu kernleitermäßigen Erscheinungen Veranlassung, die dabei abzuleitenden Ströme brauchen aber weder zum Entstehen noch zum Verschwinden eine für unsere Hilfsmittel meßbare Zeit. Ferner ist bei solcher Kombination das Potential innerhalb eines Querschnittes der Hülle durchaus nicht als konstant anzusehen, wie es bei einem echten Kernleiter in erster Annäherung geschehen darf. Es ist dieser ältere Grünhagensche Kernleiter einfach der schon von Riemann behandelte Teil der Stromverteilung in zwei konzentrischen, nicht homogenen Zylindern. Erst später hat Grünhagen in klarer Weise drei Schichten zur Erklärung der kernleitermäßigen Erscheinungen herangezogen. Er betrachtet dabei die einzelnen Ranvierschen Segmente der Markscheide des Nerven als Mittelschicht [3]).

Bei so dicker Schicht würde übrigens die Geschwindigkeit, mit welcher der Elektrotonus sich etabliert bzw. verschwindet, praktisch ebenfalls unendlich groß sein.

Kernleiter mit Hilfe von Elektrolytlösungen zu konstruieren, die auf Polarisation dieser Elektrolytlösungen gegeneinander beruhen, ist erst Sosnowski [4]) im Anschluß an gewisse Versuche des Verfassers gelungen, indem er Pikrinsäure in Nitrobenzol als Kern und Zinksulfatlösung als Hülle verwandte (vgl. S. 915) [5]).

IX. Die Polarisierbarkeit tierischer Teile, speziell des Nerven.

A. Historisches und Allgemeines.

Schon im Jahre 1834 hat Peltier [6]) beobachtet, daß, wenn man tierischen Teilen einen konstanten Strom zuführt und sie nachher mit einem Galvano-

[1]) Biedermann, Elektrophysiologie, S. 704; vgl. Hering, Lotos **9**, 65, Prag 1888, Anm.; Garten, Physiol. d. marklosen Nerven, S. 8. — [2]) Grünhagen, Zeitschrift f. rat. Med. **31**, 38, 1868; **33**, 256 u. **36**, 132, 1869; Berliner klin. Wochenschrift 1869, Nr. 33; 1871, Nr. 4; Pflügers Arch. **8**, 519, 1874; Die elektromotorischen Kräfte lebender Gewebe, Berlin 1873, Pflügers Arch. **30**, 486, 1883; Funke-Grünhagen, Lehrb. d. Physiol., 7. Aufl., 1885; Theorie des Elektrotonus, S. 552; vgl. du Bois-Reymond, Unters. **2** (1), 348; Goldzieher, Pflügers Arch. **3**, 240, 1870; Valentin, Ebenda **1**, 578, 1868; Hermann, Unters. z. Physiol. d. Muskeln u. Nerven, 3. Heft. S. 33, 1868; Pflügers Arch. **6**, 336 f., 1872; **9**, 34, 1874; Handb. **2** (1), 181; Pflügers Arch. **30**, 486, 1883; vgl. Weber, Über stationäre Strömung der Elektrizität in Zylindern, Borchards Journ. **76**, 1, spez. 13; in derselben Abhandlung von Weber ist auch die exakte Lösung des dreischichtigen Grünhagenschen Kernleiters für stationäre Zustände enthalten, dessen annähernde Lösung sich auch einfach aus der Kabelgleichung ableiten läßt. — [3]) Lehrb., l. c., S. 558. — [4]) Sosnowski, Sprawozdania Towarz. Nauk. Warsz. Rock. **1**, Zeszyt 1—2; derselbe Autor hat auch Kernleiter ohne Elektrolyte (aus Graphit und Metall zusammengesetzt) angewandt; vgl. ferner Zentralbl. f. Physiol. **19**, 33, 234 u. 235, 1905. — [5]) Von anderen Beiträgen zum Kernleiter sehe man: Bürker, Pflügers Arch. **91**, 373, 1902; **102**, 251, 1904; Derselbe, Zeitschr. f. biol. Techn. u. Math. **1**, 148, 1908; Radzikowski, Arch. des scienc. phys. et nat. (4) **4**, 492, 1897; Travaux de l'instit. Solvay **3**, 1, Bruxelles 1899; Arch. intern. de physiol. **2**, 59—63, 1904. — [6]) L'Institut **2**, Nr. 84, p. 410, 1834.

meter verbindet, dieselben einen Strom erkennen lassen, welcher der ursprünglichen Richtung des polarisierenden Stromes entgegengesetzt ist, wie dies schon vorher von der Ritterschen Ladungssäule bekannt war. Peltier glaubte irrtümlich, daß diese Polarisation nur da stattfände, wo die Gliedmaßen die Flüssigkeit berührten, und daß sie in ähnlicher Weise wie bei Metallen bedingt sei durch eine Ansammlung von Gasen an der Oberfläche der Gliedmaßen.

du Bois-Reymond[1]) bestätigte die tatsächlichen Angaben Peltiers, fand aber ferner, daß auch die Teile, die nicht mit den zuleitenden Flüssigkeiten in Berührung waren, eine dem durchgeleiteten Strome entgegengesetzte Wirksamkeit zeigten. Es ergab sich bei diesen ersten Versuchen du Bois-Reymonds[2]), daß das Sieden die innere Polarisierbarkeit ganzer Gliedmaßen nicht vernichtet. Später leugnete du Bois-Reymond[3]), daß hieran die Muskeln beteiligt seien, und glaubte, daß deren Polarisierbarkeit durch Kochen vernichtet würde. Schließlich[4]) jedoch betonte er in einer Polemik gegen Hering[5]) sehr energisch, daß auch gekochte Muskeln, trotz eine ganze Minute langen Siedens, innerlich polarisierbar seien.

Wofern man diesen Umstand so deutet, daß eine während des Lebens bestehende Eigenschaft durch das Kochen nicht vernichtet wird, könnte man daraus schließen, daß die in Frage stehende Polarisierbarkeit, zunächst der Muskeln, mit dem Lebenszustand nicht notwendig verknüpft ist.

Nicht nur gekochte Muskeln, sondern auch in Formalinlösung konservierte Muskeln und Nerven behalten die Eigenschaft der inneren Polarisierbarkeit, wie es scheint, unbegrenzte Zeit bei. Dieselbe ist ferner insofern den Muskeln und Nerven nicht eigentümlich, als sie auch an sonstigem, unzweifelhaft totem Material, ja sogar auch unter Umständen an anorganischem, nicht metallischem Material in großem Umfange beobachtet wird.

Soweit wir die „innere“ Polarisierbarkeit bisher ins Auge gefaßt haben, ist sie rein gegensinnig, d. h. die nach Aufhören eines polarisierbaren Stromes abgeleiteten Ströme haben eine entgegengesetzte Richtung.

Ferner liefert jeder durchströmte Teil eine Komponente dazu.

Von dieser inneren Polarisation ist eine sogenannte äußere Polarisation nach du Bois-Reymond[6]) zu trennen, die auf der Entwickelung eines Potentialsprunges an der Zuleitungsstelle des Stromes zu dem betreffenden Organ oder Material beruht. Ist das Material, dessen Polarisation untersucht werden soll, innerlich polarisierbar, so läßt sich die äußere Polarisation dadurch ausschalten, daß man der Substanz die Form eines H gibt, durch ab zuleitet und durch cd ableitet, etwa wie folgt:

c d
a b

Hier kann nur innere Polarisation gefunden werden. Wo eine solche H-förmige Anordnung nicht möglich ist, ist die Entscheidung der Frage, ob

[1]) Unters. 1, 377 u. 2, 2, 379. — [2]) Ebenda 1, 377 u. 2, 377, 2. Abt. — [3]) du Bois-Reymond, Über sekundäre elektromotor. Erscheinungen an Muskeln u. Nerven u. elektr. Organen (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884, S. 1 bis 62), Sitzungsber. d. Berl. Akad., 5. April 1883, 1, 343 bis 404. — [4]) Sitzungsber. d. Berl. Akad., 19. Dez. 1889; du Bois-Reymonds Arch. 1891, S. 431. — [5]) Hering, Wien. Sitzungsber., 8. Nov. 1883, 88, 415, 3. Abt.; 22. Nov. 1883, S. 445; Pflügers Arch. 58, 133, 1894. — [6]) Gesammelte Abhandlungen, 1, 1, u. 13.

eine beobachtete Polarisation im du Bois-Reymondschen Sinne als äußere oder als innere Polarisation aufzufassen ist, unter Umständen nicht leicht, und man wird verstehen, wie zwischen Hering und du Bois-Reymond eine tiefgehende Meinungsdifferenz darüber bestehen konnte, ob Muskeln überhaupt innerlich polarisierbar seien oder nicht.

Die äußere Polarisation hat sehr oft die Eigenschaft, positiv zu sein, d. h., der abzuleitende Strom hat in bezug auf die zu untersuchenden Teile nicht die entgegengesetzte, sondern die gleiche Richtung wie der polarisierende. So zeigt das Nackenband der Säugetiere, wenn man ihm den Strom mittels mit Kochsalz getränkter „Bäusche“ zuführt und von eben diesen „Bäuschen“ später zum Galvanometer ableitet, positive Polarisation. Nach du Bois-Reymond handelt es sich hier lediglich um äußere positive Polarisation. Legt man nämlich dem so durchströmten Nackenband irgendwo zwei Hilfsbäusche an und leitet von diesen erst den Strom zum Galvanometer ab, so erhält man höchstens normale dem ursprünglichen Strom gegensinnige Wirkung. Von dieser positiven äußeren Polarisation sollte nun nach du Bois-Reymond eine positive innere wohl zu unterscheiden sein, die neben der gewöhnlichen oder statt ihrer sich namentlich an frischen Muskeln und Nerven beobachten lasse.

Wir werden uns unten bei der Theorie der Öffnungserregung mit ihr noch beschäftigen. Alle diese nach einem Stromdurchgang auftretenden elektrischen Gegenwirkungen der Gewebe kann man nach du Bois-Reymond mit dem Sammelnamen „sekundär-elektromotorische Erscheinungen“ zusammenfassen. Das sind sie ja, sowohl wenn die Polarisation eine echte oder eine mehr kondensatorische ist, und wie man auch über das Wesen der positiven Polarisation denken mag. Zu trennen von diesen sekundär-elektromotorischen Eigenschaften sind aber die sekundären Widerstandsphänomene [1]), die auch bei Versuchen am Nerven eventuell eine hervorragende Rolle spielen. Durchströmt man nämlich manche jener Kombinationen, die innere Polarisierbarkeit zeigen, mit starken Strömen, so beobachtet man nach anfänglichem, vermutlich durch Erwärmen bedingtem Steigen ein erhebliches Sinken der Stromstärke. Wendet man den Strom, so steigt er wieder an, um abermals zu sinken. Auf Polarisation kann dieser sekundäre Widerstand nach du Bois-Reymond nicht bezogen werden, da man sonst annehmen müßte, daß in dem einfachen Eiweißprisma z. B. elektromotorische Kräfte von 40 Volt und mehr auftreten können. Auch bekommt man bei plötzlicher Wendung des Stromes oder auch bei Ableitung der durchströmten Stelle zum Galvanometer keineswegs diejenigen Erscheinungen, die hohen Polarisationen entsprechen würden.

In der Regel beruht dieses sekundäre Widerstandsphänomen auf äußerem sekundären Widerstand, bei dessen Entstehung namentlich, wie auch durch die Munkschen [2]) Untersuchungen klargestellt worden ist, kataphorische Wirkungen des Stromes eine hervorragende Rolle spielen. An der Stromeintrittsstelle wird meist in dem Eiweißprisma, in ganz ähnlicher Weise aber auch im Nerven, die schlechter leitende, tränkende Flüssigkeit rascher fortgeführt, als die besser leitende der Zuleitungsvorrichtung nachströmen kann. Dadurch

---

[1]) Du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen 1, 80. — [2]) Munk, Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung.

wird eine Vertrocknung in der Nähe des Stromeintritts-Endes erzeugt, die z. B. bei einem Prisma aus hartgesottenem Eiereiweiß, das in der Längsrichtung durchströmt wird, eine raketenartige Würgung an der Anode bewirkt. (An der Kathode findet im Gegenteil eine gewisse Anschwellung statt.) Jene Vertrocknung an der Anode kann in manchen Fällen schon allein die sekundäre Widerstandszunahme der Eintrittsstelle erklären.

Wenn dann außerdem noch chemische Einwirkungen der Zuleitungsflüssigkeit (bei du Bois-Reymond bestand dieselbe aus dem für Eiweiß natürlich nicht indifferenten Kupfersulfat) hinzukommen, so genügt dies vollständig, um in den meisten Fällen das Phänomen des äußeren Widerstandes aufzuklären. Derselbe verschwindet dementsprechend sofort, wenn man die Elektroden von der Eintrittsstelle abrückt.

Die eben beschriebene Würgung kann man bei hinreichend starken Strömen auch am Nerven auf das deutlichste wahrnehmen, wenn man den Strom zwei Längsschnittpunkten mittels gewöhnlicher unpolarisierbarer Elektroden zuleitet. In der Gegend der Anode wird dann der Nerv nach Munk, mit der Wheatstoneschen Brückenmethode untersucht, widerstandsreicher, auch extrapolar, an der Kathode etwas widerstandsärmer. Die Gegend der Anode verliert zum Teil ihre elastischen Eigenschaften. Der Nerv wird dort weniger durchsichtig und weniger biegsam, also schon grob-makroskopisch verändert.

Durchströmt man einen Nerven von Querschnitt zu Querschnitt, so bleibt das Phänomen aus oder ist wenigstens erheblich weniger bemerkbar.

Zum Beweis dafür, daß das Phänomen der Würgung, soweit es beim Nerven auftritt, der Munkschen Anschauung entsprechend in erster Linie auf kataphorischen Vorgängen beruht, können auch Erscheinungen herbeigezogen werden, die gewissermaßen die Umkehrung der obigen Beobachtung darstellen, das ist der Austritt von Inhalt am Querschnitt markhaltiger Nervenfasern, wenn dieser Querschnitt gleichzeitig die Anode eines starken Stromes darstellt.

Hermann [1]) beobachtete diese Erscheinungen namentlich dann, wenn er ein dünnes Stück eines Nerven in destilliertem Wasser, auf einem geeigneten Objektträger, längs durchströmte (wegen der Vorrichtungen siehe das Original) und das betreffende Ende bei schwacher Vergrößerung (Objektiv C und Okular 2 von Zeiss) beobachtete. Man sieht alsdann an der Anode beim Schließen des Stromes „einen mächtigen Austritt des Nerveninhaltes aus dem Querschnitt. Die austretende Substanz ist hauptsächlich Nervenmark, jedoch treten auch andere Bestandteile aus. Der Austritt erfolgt in unzähligen Strängen, welche divergieren und nach den Seiten umschlagen; es sieht aus, als wenn eine Blüte sich plötzlich entfaltet oder eine Aktinie ihre Fangarme ausstreckt. Makroskopisch nimmt das Nervenende eine pilzförmige Gestalt an".

„Öffnet man den Strom während des Austrittes, so tritt ein zuckendes Zurückgehen von mäßigem Betrage ein. Legt man den Strom um, so ist das

---

[1]) L. Hermann, Eine physikalische Erscheinung am Nerven, Pflügers Arch. **67**, 242, 1897; ferner **70**, 513, 1898.

Zurückgehen sehr viel stärker, zuweilen geht es bis zur völligen Einziehung der Fortsätze."

Dieses Hermannsche Phänomen stellt die Umkehrung der Fortführung der Flüssigkeit durch den Strom dar. Übrigens kann man bei demselben diese Fortführung der Flüssigkeit in der Richtung des Stromes gleichzeitig beobachten. Die ganze von Hermann beobachtete Erscheinung gehört in das gleiche Gebiet wie das Reuss-Jürgenssche Phänomen, also auch in dasselbe Gebiet, das die kataphorischen Erscheinungen umfaßt.

B. Theoretisches zur Polarisation.

Die Polarisation an tierischen Teilen kann in ähnlicher Weise auf halbdurchlässige Membranen zurückgeführt werden, wie die übrigen im Nerven auftretenden elektromotorischen Erscheinungen auch. Ich bin mir dabei bewußt, daß der Ausdruck „halbdurchlässige Membran" beanstandet werden kann, indem ich mich bezüglich der Natur solcher Membranen nicht auf den Ostwaldschen, sondern auf den neueren Nernstschen Standpunkt stelle (vgl. S. 873). Die von Nernst als Anfang der Erregung bezeichnete Konzentrationsänderung ist im rein physikalischen Sinne bereits die erste Polarisation, und kann ich das früher zur Erläuterung des Nernstschen Standpunktes gegebene Schema hier wiederum verwenden, um die Möglichkeit wahrer Polarisation an tierischen Membranen klarzumachen. Herr Ch. D. Snyder hat auf meine Veranlassung das Verhalten einer Kombination von Pikrinsäure in Wasser und Nitrobenzol mit Hilfe des Saitengalvanometers untersucht, und es ergibt sich, daß hier in der Tat durch den Stromdurchgang echte Polarisationen hervorgerufen werden [1]). An der einen Grenzfläche, zwischen wässeriger Lösung in Wasser und in Nitrobenzol, wächst dabei der Gehalt an Pikrinsäure, in der anderen Grenzfläche nimmt er ab. Die elektromotorischen Kräfte, die hierbei auftreten, sind unter Umständen von der Größenordnung eines Zehntel Volt, und zwar an **einer** „Membran". Die Polarisationen, die man bei nur wässeriger Elektrolytlösung erzielen kann, die du Bois-Reymond untersucht hat, sind jedenfalls viel geringfügiger. Dabei sah du Bois-Reymond auch positive Polarisation, die Hermann [2]) an seinen Versuchen, allerdings unter anderen Umständen, vermißte. Nach einer von Boruttau [3]) mitgeteilten Ansicht von Nernst soll es sich dabei um Hydrothermoketten, nicht um Polarisation handeln.

Auf die Frage, wie weit neben solchen echten Polarisationen auch kondensatorische, elektromotorische Gegenkräfte möglich sind, werde ich gleich unten S. 918 nochmals näher eingehen.

Erwähnenswert ist hier, daß theoretisch die Verminderung der Konzentration des Elektrolyten an der einen Grenzfläche einer solchen polarisierbaren Membran so weit gehen kann, daß der Widerstand der ganzen Kombination dadurch erheblich zunimmt.

---

[1]) Von mir mitgeteilt auf der Naturforscherversammlung in Köln 1908. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, 80. Vers. zu Köln **2** (2), 523, Leipzig 1909. Man vgl. den oben erwähnten Versuch Sosnowskis. — [2]) Hermann, Nachrichten der Göttinger Ges. d. Wiss. 1887, S. 326 bis 345 u. 515; man vgl. noch Compt. rend. **148**, 33, 1909 (w. d. K.). — [3]) Boruttau, Pflügers Arch. **76**, 628, 1899.

C. Die Größe der Polarisation und der Nervenwiderstand.

1. Allgemeines.

Der Ermittelung der absoluten Größe der Polarisation im Nerven sind zahlreiche Untersuchungen gewidmet worden, und doch kann man sagen, daß dieses Gebiet bisher noch wenig klar durchgearbeitet ist [1]). Von Hermann namentlich wurde mit Rücksicht auf die elektrotonischen Eigenschaften des Nerven und mit Rücksicht auf die Kernleitertheorie ganz allgemein der Polarisation eine Rolle eingeräumt, die ihr nach Ansicht des Referenten in dem von Hermann gemachten Umfange nicht zukommt. So sollen nach Hermann 40 bis 50 Proz. des in der Wheatstoneschen Kombination mit konstantem Strom gemessenen Widerstandes des Nerven auf Polarisation beruhen und der von ihm festgestellte Unterschied zwischen Längs- und Querwiderstand ebenfalls hierin seine Erklärung finden. Es ist ja in der Tat nicht zu leugnen, daß, wenn eine Polarisation existiert, diese den Widerstand größer erscheinen lassen muß, als er tatsächlich ist. Ja, nach Hermann soll sich die Polarisation wenigstens mit den Wechselzahlen, über die Hermann verfügte, nicht beseitigen lassen, da sie sich zu rasch entwickele. Es wäre jedenfalls erwünscht, die Versuche mit elektrischen Wellen zu wiederholen. Ich bin indessen geneigt zu glauben [2]), daß die durch Polarisation bedingten Fehler in der Widerstandsmessung bei Anwendung minimalster Ströme nur sehr klein sind und wir nicht weit fehlgehen, wenn wir die gemessenen Widerstände auch für die wahren Ohmwiderstände halten. Soweit die älteren, in der Literatur publizierten Angaben in Frage kommen, hat nach Aufhören des ursprünglichen Stromes noch niemand in einem einzelnen Nerven nach außen ableitbare elektromotorische Kräfte gemessen, die größer sind als 1 Volt. Hätte Hermann mit seinen Meinungen über den Widerstand recht, so müßten jene erheblich größer werden können. Ich [3]) habe eine Untersuchungsreihe begonnen, um der Frage der Polarisierbarkeit der Nerven mit den neuen Hilfsmitteln, mit dem Saitengalvanometer und dem Saitenelektrometer, näher zu treten. Um die Übertragungszeit möglichst kurz wählen zu können, habe ich mich dabei eines achtkontaktigen Helmholtz-Pendels bedient und nun in der Tat konstatieren können, daß die Polarisation im Nerven bei den neueren Methoden erheblich höhere Werte erkennen läßt als bei den alten und namentlich nach kurzdauernder Durchströmung unmittelbar nach der Öffnung die Polarisation sehr stark absinkt. Ähnliches hatte Bernstein [4]) früher mit dem Rheotom beim Muskel gefunden. Aber gerade die uns hier interessierenden,

---

[1]) Aus der Literatur hebe ich hervor, abgesehen von den schon erwähnten Versuchen von du Bois-Reymond u. Hering: Hermann, Pflügers Arch. 5, 223 f., 1872; 6, 312 u. 343, 1872; 10, 215 f., 1875; 39, 496, 1886; 42, 1 f., 1888. Vgl. Tigerstedt, Bihang Till K. sv. vet. acad. Handlingar 7, Nr. 7. Untersuchungen mit dem Kapillarelektrometer finden sich auch in der wenig beachteten Dissertation von Eijkman jr., Over Polarisatie in de Zenuwen, Amsterdam 1883. — [2]) Vgl. Rosenthal, Biolog. Zentralbl. 6, 596, 1887. Neuerdings ist gegen die Hermannsche Auffassung besonders Sosnowski aufgetreten, Zentralbl. f. Physiol. 19, 33, 235 u. 641, 1905. — [3]) Cremer, Zentralbl. f. Physiol. 21, 491, 1907; Zeitschr. f. Biol. 50, 355, 1908. — [4]) Bernstein, Untersuchungen aus dem physiol. Inst. d. Universität Halle, 2. Heft, S. 193 bis 219, 1890.

sehr kurzen Zeiten nach dem Öffnen des Stromes (kleiner als $^1/_{1000}$ Sekunde) bieten für die Untersuchung besonders eigentümliche Fehlerquellen dar. Die von dem Nerven zu- und von ihm abzuleitenden Drähte, Elektroden usw. laden sich rein physikalisch, und zwar bis nahezu zum vollen Werte der elektromotorischen Kraft der Batterie. Sie haben eine meßbare Kapazität. Auch wenn man statt des Nerven einen indifferenten Widerstand einschaltet, erhält man mit Hilfe des Saitengalvanometers und Saitenelektrometers Ausschläge im Sinne normaler negativer Polarisation. Nun ist es unzweifelhaft, daß die Einführung irgend eines Nerven so wirkt, als ob die Kapazität der Zuleitungsdrähte erheblich erhöht wäre. Je kleiner man aber die Übertragungszeit macht, d. h. die Zeit nach Unterbrechung des ursprünglichen Stromes und bis zur Verbindung mit dem Saiteninstrument, um so weniger war es mir bisher möglich, für die allerersten Momente einen erheblichen Unterschied der Ausschläge zwischen Nerv einerseits und einem zum Vergleich eingeschobenen Flüssigkeitswiderstand andererseits zu erzielen. Es hat also auch auf diesem Wege seine besonderen Schwierigkeiten, das wahre Maximum der Polarisation, etwa $^1/_{100\,000}$ Sekunde, nach Aufhören des polarisierenden Stromes festzustellen. Die Versuche schließen, wie aus den gegebenen Andeutungen wohl zur Genüge hervorgeht, bisher wenigstens nicht geradezu aus, daß sehr hohe Polarisationen im Hermannschen Sinne möglich sind, liefern aber auch bisher andererseits keinen Beweis, daß ein Volt pro Froschischiadicus überschritten werden kann. Einstweilen verstehe ich an dieser Stelle unter Polarisation jede Gegenwirkung gegen den ursprünglichen Strom [1]). Die großen Werte der Polarisation in der älteren Literatur, bei denen $^1/_{10}$ Volt überschritten wird, finden sich überhaupt nur unter besonders günstigen Bedingungen: langes Geschlossensein stärkerer Ströme. Die nach einzelnen Induktionsschlägen beobachteten oder nach kurzdauernder Einwirkung auch stärkerer Ströme in der älteren Literatur beschriebenen elektromotorischen Kräfte des Gegenstromes sind im allgemeinen so klein, daß sie nicht viel die Ruheströme des Nerven übertreffen, meist dieselben nicht erreichen. Wenn man sich der eben erwähnten, modernen Hilfsmittel bedient, kann man allerdings nachweisen, daß $^1/_{1000}$ Sekunde nach Öffnen eines nur kurz einwirkenden, aber stark polarisierenden Stromes rasch absinkende elektromotorische Gegenkräfte vorhanden sind, die die Ruheströme übertreffen können.

Berücksichtigt man alle in Betracht kommenden Verhältnisse, so scheint es mir daher wahrscheinlicher, daß die auffallende Verschiedenheit des Widerstandes in Quer- und Längsrichtung bei Muskeln und Nerven weniger mit Polarisation als vielmehr mit räumlicher Anordnung der besser und schlechter leitenden Schichten zu erklären ist.

Hermann selbst hat ja schon darauf hingewiesen [2]), daß an diesen Unterschieden sehr wohl die Struktur beteiligt sein kann. Die Grenzschichten des Protoplasmas sind wahrscheinlich ganz allgemein als aus schlecht leitenden

---

[1]) Auf die Versuche Hermanns, die Kapazität des Nerven zu messen, kann ich hier nicht näher eingehen, die Frage erscheint noch weiterer theoretischer und experimenteller Klärung bedürftig. Vgl. Pflügers Arch. **109**, 130, 1905. Man sehe auch Cybulski u. Weissglas, Bullet. de l'acad. des scienc. d. Cracovie, 1906, Juniheft S. 476. Die beiden Autoren sprechen von einer Pseudokapazität. — [2]) Handbuch **2** (1), 178.

Substanzen aufgebaut aufzufassen, und im markhaltigen Nerven vollends liegen die Verhältnisse für die Erklärung des Unterschiedes zwischen Längs- und Querwiderstand besonders günstig.

Selbst wenn es späteren Untersuchern gelänge, hohe Polarisationen im Sinne Hermanns nach Aufhören des ursprünglichen Stromes nachzuweisen, muß daran festgehalten werden, daß beobachtete elektromotorische Wirksamkeit dabei im ersten Moment nicht einmal unbedingt für eine echte Polarisation spricht.

Ein als Nebenschluß zu einem Widerstand der Hauptleitung eingeschalteter Kondensator ladet sich bekanntlich auch und gibt nach Aufhören des Stromes noch einen „Nachstrom", und doch wird niemand bei aller schon früher erwähnten Analogie zu polarisatorischen und kondensatorischen Erscheinungen sagen, der Kondensator habe echte Polarisation gezeigt. Es handelt sich vielmehr in diesem Falle um rein kondensatorische einfache Ladung.

In mathematisch-physikalischer Beziehung kann der Unterschied zwischen einer polarisatorischen und einer kondensatorischen elektromotorischen Gegenwirkung in folgender Weise aufgefaßt werden. Bei der kondensatorischen existiert keine elektromotorische Kraft im wahren Sinne des Wortes. Das sogenannte Linienintegral der elektrischen Kraft nämlich (erstreckt über einen rings geschlossenen Stromfaden) ist in dem Falle des Kondensators stets Null, da hier die elektrische Kraft an jedem Punkte von einem eindeutigen Potential abhängig ist. Bei einer Zersetzungszelle, z. B. zwei Platinplatten in angesäuertem Wasser, geht dagegen die allgemeine Meinung dahin, daß sie im wesentlichen ein echtes sekundäres Element darstellt, dem eine wirkliche elektromotorische Kraft zukommt. Beim Kondensator liefert der Teil des Bogens, der außen die beiden Platten verbindet, zwar einen bestimmten Betrag zum Linienintegral der elektrischen Kraft, aber der zwischen den Kondensatorplatten gelegene Teil des Bogens liefert einen numerisch genau gleichen Betrag mit entgegengesetzten Vorzeichen. Gesamtintegral ist daher Null. In der Voltaschen Zersetzungszelle dagegen liefert der Teil des Stromfadens, der in die Grenzfläche des Platins und der Flüssigkeit fällt, wahrscheinlich keinen oder wenigstens keinen dem im übrigen Stromkreise erhaltenen entgegengesetzt gleichen Betrag zu dem Linienintegral der elektrischen Kraft. Es kann hierauf im Detail nicht näher eingegangen werden, nur sei nochmals hervorgehoben, daß es sich bei der Polarisation der semipermeablen Membranen nach Nernst um das unzweifelhafte Auftreten echter elektromotorischer Kräfte handelt, und ähnlich liegen die Verhältnisse nach Warburg bei der Polarisation zwischen Quecksilberelektroden, ähnlich auch bei der Polarisation von Zinkelektroden in verdünnter Zinkvitriollösung, einer nicht völlig unpolarisierbaren Kombination.

2. Numerische Werte für den Nervenwiderstand.

Läßt man die Frage offen, wie weit der Widerstand des Nerven ein wahrer und wie weit er ein Pseudowiderstand ist, so ergibt sich, daß das in gewöhnlicher Weise bestimmte Leitungsvermögen nach Hermann[1]) $2^1/_2$ Millionen mal kleiner ist als das des Quecksilbers, wenn die Durchströmung in der Längsrichtung geschieht. In der Querrichtung fand er das Leitvermögen fünfmal geringer. Alt und Schmidt[2]) glaubten durch Anwendung hoher Spannungsströme der Influenzmaschine den Einfluß der Polarisation ausschalten zu können und fanden so für den Nerven einen merklich geringeren Widerstand, nämlich 0,17, wenn man den Muskel $= 1,0$ setzt. Nach meiner Vermutung sind ihre Messungen wahrscheinlich durch Fleischl-Effekt gestört (vgl. unten).

---

[1]) Hermann, Ebenda 5, 229, 1872; dessen Handbuch 1 (1), 87, 1879; 2 (1), 28, 1879. — [2]) Alt u. Schmidt, Pflügers Arch. 53, 575, 1893.

Heute wird als Einheit des Leitvermögens bekanntlich eine Säule von 1 cm Länge und 1 qcm Querschnitt genommen, die gerade den Widerstand von 1 Ohm besitzt. Schwefelsäure von 30 Proz. hat etwa bei 40° das Leitvermögen 1. Dieses mit $\varkappa$ bezeichnete Leitvermögen hängt mit dem auf Quecksilber bezogenen Leitvermögen k durch die Relation zusammen, $\varkappa = 10\,630\,k$. Der spezifische Widerstand ist der reziproke Wert des spezifischen Leitungsvermögens. Nach der Hermannschen Angabe wäre dann das spezifische Leitvermögen des Nerven = 0,004, oder, wenn man dem Vorschlag Wallers[1]) folgend, anstatt reziproke Ohm reziproke Megohm nimmt, = 4000; Waller selbst gibt, vielleicht auf Grund eigener Untersuchungen, 5000 an; Der spezifische Widerstand, d. h. der Widerstand eines Nervenbündels von 1 cm Länge und 1 qcm Querschnitt, wenn die Nerven der Länge nach durchströmt werden = 250 Ohm, bei Waller 200. (Das reziproke Ohm führt auch den Namen Mho, das reziproke Megohm Gemmho.) Es ist beachtenswert, daß der Nerv nur ungefähr das halbe spezifische Leitvermögen der physiologischen Kochsalzlösung hat. Hervorzuheben ist ferner, daß schon Harless[2]) versucht hat, den Widerstand des Nerven mit der gleichvolumigen Lösung seiner Asche zu vergleichen.

Für den *Nervus ischiadicus* bei der Katze gibt Macdonald[3]) als spezifischen Widerstand bei 18° 180 Ohm an.

D. Fleischl-Effekt[4]).

Die Beweise, die man für die hohe Beteiligung der Polarisation am Widerstand lebender Gewebe, hier speziell des Nervengewebes, beizubringen vermeinte, beruhen zum Teil in der Erscheinung des Fleischl-Effektes, dessen gründliche Aufklärung meines Erachtens geeignet sein würde, unsere Auffassungen der elektrophysiologischen Erscheinungen wesentlich zu präzisieren[5]). Es scheint nämlich unter gewissen Verhältnissen (der Fleischl-Effekt gehört eben hierher), als ob ein Gewebe plötzlich unter irgend welchen Bedingungen einen veränderten Widerstand anzunehmen vermöchte, den man allenfalls als Verminderung eines polarisatorischen Pseudowiderstandes auffassen könnte.

Das, was Fleischl beobachtete, besteht nun in folgendem: Verbindet man die sekundäre Rolle eines Schlitteninduktoriums mit unpolarisierbaren Elektroden und einem Galvanometer und läßt den Hammer des primären Stromkreises spielen, während die unpolarisierbaren Elektroden entweder unmittelbar oder durch einen indifferenten Flüssigkeitswiderstand miteinander in Verbindung sind, so zeichnet ein eingeschaltetes Galvanometer keinen bestimmten Ausschlag, sondern es finden nur Schwingungen des Lichtreflexes usw. um die Gleichgewichtslage statt. Nur beim Beginn und beim Schluß des Tetanisierens bekommt man einen dem ersten und dem letzten Stoß entsprechenden Ausschlag.

Anders verhält sich aber die Sache, wenn der indifferente Widerstand durch einen Nerven ersetzt wird. In diesem Falle sieht man einen kräftigen Ausschlag im Sinne der Öffnungsschläge. Es ist beachtenswert, daß mit dem

---

[1]) Waller, Travaux de l'institut Marey 1905, p. 136. — [2]) Harless, Abhandl. d. bayer. Akad. 8, 333, 1858. — [3]) Macdonald, The injury current of nerve, Thompson Yates Laborat. Report 4, 260, 1902; vgl. Woodworth, The electrical conductivity of mammalian nerve, Thompson Yates Laborat. Report 5, 61—68, 1903. — [4]) Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. 77, 3. Abt., 1878; Gesammelte Abhandl. 1893, S. 290. — [5]) Besonderes Gewicht auf diese Erscheinung hat später namentlich auch Waller gelegt, Tierische Elektrizität 1899, S. 125; Die Kennzeichen des Lebens 1905, S. 171. Gärtner sah die Erscheinungen auch auf der menschlichen Haut auftreten, Wiener med. Jahrb. 1888.

Aneinanderschieben der primären Rolle eine fortwährende Verstärkung dieses Effektes eintritt bis zu einem gewissen Maximum hinauf und eine ebensolche Verstärkung auch stattfindet, wenn man den primären Strom steigert. Bei kurzem Widerstand der primären Rolle scheint diese Verstärkung erst eine Grenze zu finden, wenn die durch die Joulesche Wärme verursachte Erhitzung des Nerven bis zur Verbrühung bzw. Verbrennung führt, oder bis durch sehr starkes Auftreten der Öffnungsfunken der Unterschied zwischen Schließungs- und Öffnungsschlag eliminiert wird. Sucht man den Fleischl-Effekt in der Art zu messen, daß man die Galvanometernadel durch eine eingeschaltete elektromotorische Kraft auf Null zurückzubringen sucht, so kann man bei dem einzelnen Nerven mehrere $^1/_{10}$ Volt benötigen, um dieses Ziel zu erreichen. Beachtenswert ist, daß auch der abgetötete Nerv solche kräftige Formen des Fleischl-Effektes zu liefern vermag, sei es, daß man den Nerven kocht (Waller) oder, worauf ich besonders aufmerksam gemacht habe, einige Zeit (Tage oder Wochen) in 10 proz. Formalinlösung einlegt. Der Fleischl-Effekt hat einen ausgesprochenen Schwellenwert, d. h. er tritt erst von einer gewissen Stärke des sekundären Stromes an hervor. Am abgetöteten Nerven sind die erforderlichen Ströme sehr viel stärker, aber doch nicht so ganz gewaltig verschieden, als man zunächst vermuten sollte. So kann man bei dem Nerven, der 24 Stunden in Formalin gelegen hat, das erste Anzeichen des Effektes sehen, wenn ceteris paribus die primäre Stromstärke nur etwa viermal so groß wird.

v. Fleischl hat nun diesen Effekt polarisatorisch zu erklären gesucht. Auf die Nadel wirken nach ihm einmal die ursprünglichen Schläge des Induktoriums und sodann die elektromotorischen Gegenwirkungen der Nervenfaser selbst, sowohl die dem Öffnungs- als wie dem Schließungsschlag entsprechenden. Wenn nun die Integralwirkung der beiden auf das Galvanometer verschieden ist, so kann daraus der Effekt abgeleitet werden etwa derart, daß die langsamen Schließungsschläge eine größere polarisatorische Gegenwirkung (Integralwert) ergeben als die rascher verlaufenden Öffnungsschläge. Hermann [1]) hat den Effekt selbst mit Hilfe seines In- und Dekrementgesetzes zu erklären gesucht, eine Erklärung, die aber beim Formalin- usw. Nerven sicher nicht mehr zutrifft und von der der Autor selber so ziemlich zurückgekommen zu sein scheint. Schon Fleischl hatte diese Möglichkeit erwähnt; sie kommt höchstens für die schwachen Erscheinungen am ganz frischen Nerven in Betracht, wenn der Fleischl-Effekt eben beginnt. Eine Hypothese von Hoorweg [2]), wonach jeder eingeschaltete Kondensator einen Fleischl-Effekt hervorrufen sollte, habe ich [3]) wohl beseitigt. Sie beruht auf physikalisch-mathematisch unhaltbarer Entwickelung und läßt sich auch experimentell leicht widerlegen. Dagegen habe ich [4]) darauf hingewiesen, daß es sich möglicherweise beim Fleischl-Effekt zum Teil wenigstens um eine Widerstandsänderung während der Öffnungsschläge handelt, und daß man es hier geradezu mit einer Kohärereigenschaft des Nerven und anderer Gewebe zu tun habe.

Speziell habe ich eine Hypothese des Inhaltes entwickelt, daß in dem Fleischl-Effekt eine durch die Joulesche Wärme der Ströme verursachte thermische Komponente steckt. Für die stärkste Form ist dies übrigens, wie ich dargetan habe, nicht mehr eine Hypothese, sondern eine einfache Tatsache.

Für gewöhnlich kann man nämlich bei geringem Widerstand im primären Stromkreis die während des Schließungsschlages sich im Nerven entwickelnde Wärme

---

[1]) Hermann, Pflügers Arch. **19**, 416, 1879; Hermanns Jahresber. 1889, S. 19 (vgl. S. 960). — [2]) Hoorweg, Deutsches Arch. f. klin. Med. **52**, 546f., 1894. — [3]) Cremer, Zeitschr. f. Biol. **45**, 511, 1904. — [4]) Derselbe, Ebenda **45**, 298, 1904; **46**, 77, 1905.

gegenüber derjenigen Wärme, die während eines Öffnungsschlages frei wird, vernachlässigen.

Es findet also bei jedem Öffnungsschlag eine Erwärmung des Nerven oder einzelner Teile statt, wodurch der Widerstand sinkt. In der Tat erhält man, wenn man eine feine mit Flüssigkeit gefüllte Capillare in den sekundären Kreis einschiebt, Stromstärke und Widerstandsverhältnisse passend reguliert, einen ganz typischen Fleischl-Effekt. Daß dieser thermischen Ursprungs ist, konnte ich u. a. dadurch demonstrieren, daß ich als Flüssigkeit in der Capillare die unterphosphorige Säure gebrauchte. Diese hat ungefähr bei 55° in normaler Lösung ein Optimum der Leitfähigkeit. Unterhalb dieser Temperatur erhält man dementsprechend Fleischl-Effekt im gewöhnlichen Sinne, oberhalb derselben im inversen Sinne, d. h. der Ausschlag erfolgt im Sinne der Schließungsschläge. Das letztere findet auch statt bei Verwendung sehr dünner Metalldrähte, versilberter Quarzfäden u. dgl. Eine solche Capillare, reduziert auf ein feines dünnes Loch in einer nichtleitenden Scheidewand, ist von Fessenden[1]) in der drahtlosen Telegraphie verwandt worden, und es ist gar kein Zweifel, daß wir hier die Form eines rein thermischen Kohärers haben. Unter Kohärer versteht man bekanntlich diejenigen Vorrichtungen, welche unter dem Einfluß irgend welcher elektrischer Ströme, speziell elektrischer Wellen, eine Änderung ihres Widerstandes zu erleiden vermögen. Diese Kohärer, nicht bloß die eben erwähnte Capillare, geben nun alle, soweit ich sie bisher geprüft habe, einen Fleischl-Effekt, und zwar im gewöhnlichen Sinne, wenn der Widerstand derselben sinkt. Unter diesen Kohärern findet sich nun einer, der einen Fleischl-Effekt liefert, auf den vielleicht die ursprüngliche Erklärung paßt. Schloemilch[2]) (vgl. auch Fessenden) verwendet nämlich sehr kleine Metallspitzen, gewöhnlich Platinspitzen, in Säuren als Kohärer, seine elektrische Welle, die diesen Kohärer trifft, depolarisiert ihn, wenn er durch irgend eine elektromotorische Kraft polarisiert, sofort und bringt dadurch einen momentanen Stromanstieg zustande. Eng verwandt mit den Vorgängen an diesem Schloemilchschen Wellendetektor sind die Erscheinungen, die Boruttau[3]) und Hoorweg[4]) an Kernleitern zu beobachten Gelegenheit hatten. Beide liefern in gleicher Weise den Fleischl-Effekt im gewöhnlichen Sinne.

Beim Schloemilchschen Detektor stellten Lessing und Rothmund[5]) fest, daß hier durch unterphosphorige Säure bei 55° keine Änderung der Kohärereigenschaft eintritt. Ob damit für die Erklärung der Wirkungsweise desselben jede thermische Komponente ausgeschlossen ist, erscheint mir noch nicht ganz sicher. Die Erwärmung der feinen Metallspitze könnte als solche zur Depolarisierung beitragen. Übrigens habe ich auch konstatiert, daß der Fleischl-Effekt am Kernleiter durch unterphosphorige Säure gleichfalls nicht invertiert wird.

Indessen ist doch im Auge zu behalten, daß es sich hier um eine Grenzschicht zwischen Metall und Flüssigkeit handelt und die Verhältnisse hier am Kernleiter in diesem Falle nur mit größter Vorsicht zur Erklärung der am Nerven auftretenden Erscheinungen herangezogen werden dürfen. Ich leugne aber, um das hervorzuheben, keineswegs, daß innerhalb des Bereiches abfangbarer Polarisationen auch die polarisatorische Erklärung noch ihre Berechtigung hat, bin aber geneigt, im Fleischl-Effekt rein thermische Wirkungen, bzw. rein thermische Eigenschaften des Nerven zu sehen, soweit es erforderlich wäre, über diesen Bereich in der Annahme polarisatorischer Gegenwirkungen hinauszugehen.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für den Fleischl-Effekt liegt darin, daß es im Innern der Nervengewebe zu mikroskopischen Fünkchen kommen könnte, die schlecht leitende Schichten beim Öffnungsschlag durchsetzen und dadurch ihren Widerstand praktisch auf Null bringen. Das wäre auf eine gewisse Art auch ein thermischer Effekt des Stromes, aber doch immerhin von ganz anderer Art als der in einer Capillare auch zu beobachtende, da das Auftreten der Fünkchen notwendig

---

[1]) Fessenden, Elektrotechnische Zeitschr. 1903, S. 586 u. 1015. — [2]) Schloemilch, Ebenda 1903, S. 959. — [3]) Boruttau, Pflügers Arch. **58**, 62, 1894. — [4]) Hoorweg, Ebenda **71**, 155, 1898; vgl. Waller, Tierische Elektrizität. — [5]) Ann. d. Physik (4. Folge) **15**, 193, 1904.

ein unstetiges Moment darstellen würde, während Fleischl-Effekt in der Capillare ein ganz allmähliches und gesetzmäßiges Anwachsen zeigt und nur unseren groben Instrumenten gegenüber plötzlich einzusetzen scheint. Schon Dubois (Bern) hat die Beteiligung von Funken beim Fleischl-Effekt einmal zur Erklärung herangezogen, was mir bei Abfassung meiner Abhandlungen über denselben nicht bekannt war, doch hatte Dubois die Meinung — er hatte den Effekt an der Haut vornehmlich im Auge —, daß es sich um Fünkchen zwischen Elektroden und Haut handle. Daß diese Erklärung für den Nerven ausgeschlossen werden kann, folgt daraus, daß der Fleischl-Effekt aufs kräftigste bestehen bleibt, wenn man den Nerven in eine Capillare bringt, in der er gerade Platz hat, letztere übrigens völlig mit physiologischer Kochsalzlösung füllt und nun durchströmt. Hier ist zu einer Funkenbildung seitens der äußeren Elektroden im Duboisschen Sinne kein Raum gegeben.

Bei einzelnen Reizen beobachtet man nun ebenfalls große Differenzen zwischen einem einzelnen Öffnungs- und Schließungsschlag, indessen im Formalinnerven nur bei sehr starken Schlägen. An frischen Nerven ist hier die schon oben erwähnte positive Polarisation beteiligt. Hier gelingt es wirklich leicht, zu zeigen, daß beim einzelnen Öffnungsschlag eine den Schlag überdauernde Nachwirkung auf das Galvanometer stattfindet. Ich fasse diese positiven Polarisationen im Gegensatz zu Hermann, Hering und Biedermann keineswegs als Ausdruck einer „Öffnungserregung“ auf (vgl. Abschnitt: Öffnungserregung). Auch hier sind vielleicht namentlich bei Induktionsschlägen thermische Wirkungen mit im Spiele, jedenfalls aber glaube ich betonen zu müssen, daß nach meiner Überzeugung diese positive Polarisation nicht oder nur in sehr beschränktem Maße einer Summation fähig ist, während innerhalb weiterer Grenzen die Hauptwirkung beim eigentlichen Fleischl-Effekt mit der Steigerung der Frequenz der Einzelreize beliebig summierbar ist. Ich kann daher der positiven Polarisation für die Erklärung des Effektes keineswegs diejenige Bedeutung beimessen, die ihr so ohne weiteres von du Bois-Reymond vindiziert wurde. Es mag mir aber hier gestattet sein, einzuflechten, daß ich ursprünglich an die Untersuchung des Fleischl-Effektes in der Hoffnung herangegangen bin, die von der Theorie geforderten großen Polarisationen in der Zwischenzeit zwischen den Schlägen abfangen und nachweisen zu können.

X. Die elektrotonischen Erscheinungen am Nerven.

Zu den polarisatorischen Erscheinungen am Nerven gehören wahrscheinlich auch diejenigen, die man als elektrotonische bezeichnet hat und die den Erscheinungen an künstlichen Kernleitern in der Tat überaus ähnlich sind [1]. Das Grundphänomen ist bei beiden völlig gleich. Leitet man einem Nerven an zwei Punkten mittels zweier Elektroden einen Strom zu, so findet man außerhalb der direkt durchflossenen Strecke stets Wirkungen auf das Galvanometer, wenn man irgend zwei Punkte des Nerven mit demselben passend verbindet, und zwar ist derjenige Stromzweig, den man sich, in Ergänzung des Galvanometerzweiges zu einem völligen Kreis, im Nerven von der einen zu der anderen Elektrode verlaufend denkt, gleich gerichtet wie der polarisierende Hauptstrom. Die Einwirkung auf das Galvanometer nimmt ab, je größer die Entfernung zwischen polarisierender und ableitender Strecke genommen wird. Andererseits wird sie um so größer, je weiter die Fußpunkte der ableitenden Stelle auseinander liegen und je stärker der polarisierende Strom ist. In bezug auf alle diese Erscheinungen sind die Verhältnisse

[1] du Bois-Reymond, Unters. 2 (1), 289f. Derselbe, Gesammelte Abhandl. 2, 251, 1877; Hermann, Handb. d. Physiol. 2 (1), 157f., 1879. Man vgl. auch die Abhandlungen über den Kernleiter.

beim Nerven qualitativ wenigstens gleich denjenigen am Kernleiter. Ferner zeigt sich, wie bei manchen Kernleiterkombinationen, ein erheblicher Unterschied in der Stärke der ableitbaren Stromzweige auf Seite der Anode einerseits und auf Seite der Kathode andererseits bei gleichem polarisierenden Strom. Ganz im allgemeinen überwiegt die Stärke der ableitbaren Ströme auf der Anodenseite diejenigen auf der Kathodenseite. Doch muß betont werden, daß es sich zum Teil dabei um Beobachtungszeiten handelt, die nach vollen Sekunden nach dem Schluß des polarisierenden Stromes zählen. Im allerersten Moment sind die Differenzen beim Froschnerven nicht so erheblich.

Viel größer als bei dem letzteren ist der Unterschied bei den marklosen Nerven. Beim Verbindungsnerven von Anodonta ist es sehr schwer, den Katelektrotonus überhaupt nachzuweisen, während der Anelektrotonus eine gewaltige Erscheinung darstellt. Biedermann[1]) hat die merkwürdige Tatsache gefunden, daß durch Narkose beim Froschnerven An- und Katelektrotonus merklich gleich werden. Von dieser Beobachtung ausgehend wollte er eine Trennung statuieren zwischen dem rein physikalischen und einem physiologisch bedingten Elektrotonus. Man könnte hier mit Rücksicht auf die oben dargelegten Verhältnisse am Kernleiter vielleicht von einer kabelartigen Ausbreitung des elektrischen Stromes, von kabelartigen oder kondensatorischen elektrotonischen Erscheinungen auf der einen Seite und von polarisatorischen auf der anderen Seite sprechen, wobei diese Polarisation als eine physiologische, d. h. mit den an Metallen und an künstlichen semipermeabeln Membranen auftretenden nicht ohne weiteres zu vergleichen, bzw. nicht völlig zu identifizieren ist. Am weitesten ist in der Kabelauffassung des Nerven, wie schon hervorgehoben, Strong gegangen. Gegen diese rein kondensatorische Auffassung eines Teiles der elektrotonischen Erscheinungen scheint mir der Umstand zu sprechen, daß es trotz der zahlreichen hierzu zur Verfügung stehenden Methoden nicht gelingt, einen Nerven so zu konservieren, daß er die elektrotonischen Erscheinungen dauernd zeigt, obschon bei den verschiedenen Konservierungsmethoden sich die größten Details des Nervenaufbaus erhalten lassen. Gewiß behaupten manche Autoren[2]), daß auch in abgestorbenen Nerven noch elektrotonische Erscheinungen erkennbar sind. Ferner gibt Waller[3]) an, daß manchmal auch nach dem Erhitzen der Nerven über 40° ein Minimum elektrotonischer Ströme zurückbleibt, das beim Zerquetschen des Nerven zwischen polarisierender und ableitender Strecke verschwindet. Waller selbst läßt die Frage offen, ob es sich trotz des letzteren Umstandes nicht doch um Stromschleifen handelt. Ich selbst habe nach 24 stündigem Verweilen von Froschnerven in 2 proz. Fluornatriumlösung bei Anwendung starker polarisierender Ströme noch geringe elektrotonische Wirkungen gesehen. Die Frage ist nur die, ob die Nerven wirklich ganz „tot" sind. Schließlich verschwinden diese elektrotonischen Erscheinungen

---

[1]) Biedermann, Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Klasse, 97, Abt. 3, März 1888; Elektrophysiologie, S. 671. — [2]) Radzikowski, Arch. des scienc. phys. et nat. (4) 4, 492; Boruttau, Pflügers Arch. 58, 29, 1894; Biedermanns Auffassung der letzteren Stelle siehe Elektrophysiologie, S. 657; Boruttaus Widerspruch dagegen, Pflügers Arch. 84, 329, 1901; vgl. Radzikowski, Travaux de l'institut Solvay 3, 20, 1899. — [3]) Waller, Journ. of Physiol. 20. Proc. Physiol. Soc. 1896, S. 11.

immer. Die Nerven unterscheiden sich also darin wesentlich von den Halmen des Pfeifengrases und den Fühlern und Beinen des Krebses, die oben S. 910 erwähnt sind. Schon aus diesem Grunde glaube ich, daß der Biedermannsche Schluß der zwei Komponenten im Elektrotonus noch nicht zwingend ist. Wie andererseits Bürker[1]) gefunden haben will, sind auch die künstlichen Kernleiter durch Äther beeinflußbar.

Am marklosen Nerven des Hechtes hat Garten[2]) das Hereinbrechen direkter Stromschleifen des polarisierenden Stromes in den ableitenden Kreis gesehen. Es handelt sich aber dabei um ein Phänomen, das nur durch die große Dicke des Olfactorius im Verhältnis zu den Abstandsdimensionen der Elektroden bedingt ist, und das z. B. beim Verbindungsnerven von Anodonta sich nicht störend einmischen kann.

Seit der Biedermannschen[3]) Arbeit über das Verhältnis der Größe anelektrotonischer und katelektrotonischer Ausschläge ist dasselbe zum Gegenstand eifrigen Studiums von seiten verschiedener Forscher gemacht worden. Dieses Verhältnis, A : K, ist dabei von Waller[4]) als elektrotonischer Quotient bezeichnet worden. Derselbe ist sehr nahe 1 beim markhaltigen Säugetiernerven und ist bei den Verbindungsnerven von Anodonta nach Biedermann praktisch unendlich groß, da der Katelektrotonus (wenigstens bei doppelter Längsschnittsableitung) hier Null sein soll[5]). Beim markhaltigen Froschnerven ist er für gewöhnlich größer als 1 und nähert sich, wie schon erwähnt, nach Biedermann dem Werte 1 in der Narkose. Eine große Reihe von Einflüssen ändert beim Froschischiadicus den elektrotonischen Quotienten. In der Regel wird er herabgesetzt, und zwar nimmt hier der Anelektrotonus stärker ab als der Katelektrotonus, der unter Umständen unverändert bleibt. Herabsetzend auf den elektrotonischen Quotienten wirken steigende Temperaturen und Säuren, vermehrend Alkalien und Kälte. Kohlensäure setzte herab von 6,5 auf 3,2, in einem Falle sogar ging er von 15,5 auf 1,8 durch Tetanisieren des Nerven, das nach Waller diesen Erfolg der Entwickelung von Kohlensäure im Nerven verdankt. Erhöhung der Temperatur bewirkt ein Herabsinken von 7,0 auf 2,8, umgekehrt erhebt sich der Quotient von 2,5 auf 3,7 durch Natronlauge.

Die Größe der Ableitung hängt, so sollte man meinen, bei demselben Abstand der Strom zuführenden und ableitenden Elektroden auch davon ab, ob die ableitenden Elektroden gegeneinander einen Ruhestrom zeigen oder nicht. Vom Standpunkte der polarisatorischen Theorie der elektrotonischen Erscheinungen aus, also auch von dem der kondensatorischen muß man erwarten, daß die Anlegung eines Querschnittes an der distalen ableitenden Elektrode die ableitbaren elektrotonischen Stromzweige vergrößert, allerdings unter der Voraussetzung, daß der Querschnitt des Kernes selbst nicht merklich polarisierbar sei. Merkwürdigerweise behauptet aber du Bois-Reymond[6]), daß die Größe des elektrotonischen Zuwachses durch das Vor-

---

[1]) Bürker, Pflügers Arch. **91**, 373, 1902. — [2]) Garten, Beiträge z. Physiol. d. marklosen Nerven, S. 75. — [3]) l. c. — [4]) Waller, Proc. Roy. Soc. **62**, 80, 1897. Derselbe, Journ. of Physiol. **22**, Proc. Physiol. Soc. 1897, p. 1. Derselbe, Zentralbl. f. Physiol. **18**, 33, 1904. — [5]) Vgl. Mendelssohn, Travaux des labor. d. la stat. zool. d'Arcachon 1900—1901; vgl. Compt. rend. de l'acad. d. scienc. **132**, 1507. — [6]) Die Ausdrücke, die du Bois-Reymond für den Fall eines be-

handensein eines Ruhestromes nicht beeinflußt werde. Auch Versuche von Goldzieher[1]) waren eher negativ. Der Punkt bedarf entschieden weiterer Klärung.

Der Grund, warum eigentlich zu erwarten ist, daß bei Anlegung eines Querschnittes die elektrotonischen Ströme größer ausfallen, liegt darin, daß man es bei unwirksamer Ableitung lediglich mit der Differenz zweier Polarisationen bzw. Ladungen zu tun hat, während bei Vorhandensein eines Querschnittes an der distalen Elektrode die Polarisation bzw. die Ladung der proximalen Elektrode voll wirksam wird.

Nur wenn auch der Querschnitt des Kernes polarisierbar ist, bzw. sich an ihnen eine dünne, schlecht leitende Schicht, Membran, ausbildet, ist das Resultat verständlich. Dann werden die elektrotonischen Erscheinungen in der Nähe des Querschnittes durch Spiegelung gestört. Im Kernleitermodell ist bei Ableitung lediglich von der Hülle aus diese Spiegelung der Theorie entsprechend zu erweisen. Hermann[2]) scheint sie auch ohne weiteres auf den Nerven übertragen zu wollen.

Während die tatsächlichen Verhältnisse im ausgebildeten Elektrotonus wesentliche Differenzen der Meinungen nicht erkennen lassen, ist die Frage nach dem Entstehen und nach dem Verschwinden der elektrotonischen Veränderungen eine sehr schwierige und namentlich noch dadurch kompliziert, daß sich fortpflanzender bzw. ausbreitender Katelektrotonus von sich fortpflanzender Negativitätswelle nicht in allen Fällen gut unterscheiden läßt. — Wir wollen uns hier nur mit denjenigen Versuchen beschäftigen, die auf Grund von beobachteten elektrischen Differenzen über die Ausbreitung des An- und Katelektrotonus etwas aussagen. Soweit die Entwickelung der Erregbarkeitsänderung in Frage kommt, vgl. S. 963. Es liegen hier Versuche von Tschirjew[3]), Bernstein[4]), Henrijean[5]), Boruttau[6]), Hermann, Hermann und Weiss[7]) für den Froschnerven und von Boruttau[8]) und Garten[9]) für den marklosen Nerven vor.

Sieht man von den oben erwähnten, gewöhnlichen Stromschleifen ab, wie sie sich bei den Gartenschen Versuchen störend einmischen, so folgt aus ihnen, daß unmittelbar nach Schließen des Stromes, sowohl bei Längslängsschnitts- wie bei Längsquerschnitts-Ableitung, der Kat- oder Anelektrotonus namentlich bei Abkühlung sich relativ langsam entwickelt; beim Öffnen des Stromes verschwindet er ebenfalls langsam. Es schließen sich dann namentlich beim Katelektrotonus mehr oder minder ausgeprägte umgekehrte

---

stehenden Ruhestromes anwandte, wie positive und negative Phase des Elektrotonus, sind längst als ungeeignete Bezeichnungsweise erkannt und vom Autor selbst verlassen worden.

[1]) Goldzieher, Pflügers Arch. 3, 244 bis 245, 1870. — [2]) Hermann, Ebenda 7, 315, 1873; Handbuch (II) 1, 182. — [3]) Tschirjew, du Bois-Reymonds Arch. 1879, S. 530; vgl. Baranowski u. Garré bzw. Hermann, Pflügers Arch. 21, 446, 1880. — [4]) Bernstein, Monatsber. d. preuß. Akad. 1880, S. 186; du Bois-Reymonds Arch. 1886, S. 197. — [5]) Henrijean, Bull. d. l'acad. d. Belg. 14, 80—90, 1887; Derselbe, Arch. de biol. 8, 111, 1888. Henrijean benutzte das Capillarelektrometer. Er beobachtete aber bei seinen Schlußfolgerungen die Trägheit des Instrumentes nicht. Siehe Referat bei Hermann, Jahresber. 16, 21, 1887. — [6]) Boruttau, Pflügers Arch. 58, 49, 1894. — [7]) Hermann u. Weiss, Ebenda 71, 249 u. f., 1898. — [8]) Boruttau, Ebenda 66, 285 f., 1897. — [9]) Garten, Beiträge z. Physiol. d. marklosen Nerven. Jena 1903.

Nachwirkungen an. Beim Anodontanerven sind die Verhältnisse noch langsamer und es konnte Biedermann[1]) bereits mit dem Galvanometer die wesentlichsten Beobachtungen über Auftreten und Entwickelung des Anelektrotonus anstellen.

Beim Froschnerven sind die zeitlichen Verhältnisse schwieriger zu verfolgen.

Auf Grund seiner Versuche hatte Bernstein die Ansicht entwickelt, daß der Elektrotonus mit einer gewissen Geschwindigkeit sich wellenförmig fortzupflanzen vermöchte, während die Fortpflanzungsgeschwindigkeit nach Hermann eine unendlich große ist. Wenn wir uns an das erinnern, was wir über die Erscheinungen am Kernleiter gesagt haben, so besteht unzweifelhaft die Hermannsche Auffassung zu Recht, für den Fall, daß man es für berechtigt hält, das Kernleiterschema auch für die veränderlichen Zustände des Elektrotonus heranzuziehen. Gerade so wie die Wärme theoretisch eine unendliche Fortpflanzungsgeschwindigkeit besitzt, so muß man dies auch sowohl für die kondensatorische, sowie für die polarisatorische Kernleitertheorie annehmen, daneben aber könnte sehr wohl eine Wanderung nach Art der Pseudowellen für die elektrotonischen Veränderungen am Nerven gegeben sein. Ich will dabei die Voraussetzung als zulässig erachten, daß die „Negativitätswelle" sich im allgemeinen von den eigentlichen elektrotonischen Maximumswanderungen trennen läßt, was nach Angaben von Einthoven in der Tat mit dem Saitengalvanometer sogar für den Froschnerven leicht möglich ist (vgl. S. 890). Es scheinen sich nun eine Reihe der von den Autoren beschriebenen Veränderungen in dieses Schema der Pseudowelle einzufügen. Zu beachten bleibt dabei natürlich immer, daß die Verhältnisse nie genau dem idealen Kernleiter zu entsprechen vermögen, d. h. einem Kernleiter, für den streng die Wärmegleichung besteht. Vielleicht gehören hierher die Erscheinungen des nachhinkenden Elektrotonus, wie sie von Garten (l. c.) besonders hervorgehoben wurden.

Wellenförmig braucht die Fortpflanzung des nachhinkenden Elektrotonus deshalb unter gar keinen Umständen zu sein. Bei der Öffnung des polarisierenden Stromes können übrigens die Erscheinungen durch die Negativität der Anode durch das, was du Bois-Reymond positive anodische Polarisation nennt, wesentlich kompliziert werden (vgl. Kap. XIV).

Zu den komplizierenden Momenten ist dann auch der kathodische Querschnitt und vor allem ein etwaiger, auf innerer Kernpolarisation beruhender polarisatorischer Gegenstrom zu zählen. Es dürfte daher die Detailerklärung der elektrotonischen Nachströme noch manche experimentelle Untersuchungen erfordern[2]).

---

[1]) Vgl. Biedermann, Über das elektromotorische Verhalten der Muschelnerven bei galvanischer Reizung, Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien **93**, 56, 3. Abt., 1886; man sehe den Überblick bei Garten, l. c., S. 7. — [2]) Vgl. Fick, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1867, S. 436. Derselbe, Unters. aus dem physiol. Laboratorium der Züricher Hochschule, S. 129, Wien 1869; Derselbe, Gesammelte Schriften **3**, 177, 178 f., Würzburg 1904; man sehe auch Hermann, Pflügers Arch. **18**, 580, 1878; **33**, 135, 1884; dessen Handb. d. Physiol. **2** (1), 164 u. 165. Über das Verhalten der Aktionsströme im elektrotonisierten Nerven vgl. S. 959. Man sehe auch wegen anderweitiger Veränderungen durchströmter Nerven S. 969.

XI. Theorien des Leitungsvorganges im Nerven.

A. Versuche, die Aktionsströme auf den Kernleiter zurückzuführen.

Bei der großen Ähnlichkeit, die zwischen Erscheinungen am Kernleiter und gewissen Erscheinungen am Nerven bestehen, lag von vornherein der Gedanke nahe, die Phänomene am Nerven vollständig durch diejenigen am Kernleiter zu erklären. Schon Matteucci[1]) hat dies in ganz bestimmter Weise getan, und unter anderen ist ihm hierin Schiff[2]) und später auch Werigo[3]) gefolgt. Hermann dagegen versuchte es zunächst vergebens, auf Grund seiner Erfahrungen am Kernleiter und theoretischer Studien auch das Erregungsphänomen durch Kernleitererscheinungen zu erklären. Diese Aussichten schienen sich zu bessern, als Hermann und Samways[4]) glaubten, echte Wellen am Kernleiter zu beobachten, und an diesem Punkte knüpfte später Boruttau[5]) an, um in einer Reihe von Abhandlungen für die prinzipielle Identität der Vorgänge am Nerven und am Kernleiter einzutreten. Auf die Seite Boruttaus trat Hoorweg[6]), während von anderer Seite mehr oder weniger energischer Widerspruch erhoben wurde (Cybulski[7]), Biedermann[8]). Wenn auch die Gründe, die von den Gegnern Boruttaus beigebracht wurden, wohl nicht immer völlig stichhaltig waren, so ist auch von Boruttau selbst seine extrem physikalisch-chemische Auffassung verlassen worden, wenigstens wenn man unter physikalisch-chemisch solche Sätze und Gesetze versteht, die sich in den modernen Lehrbüchern der Physik, der Chemie oder der physikalischen Chemie finden.

Namentlich als ich den Beweis erbrachte, daß die vermeintlichen Wellen nur Pseudowellen seien, konnte von einer Wesensgleichheit der Vorgänge bei der Negativitätswelle einerseits und den Erscheinungen am Kernleiter andererseits nicht mehr die Rede sein. In diesem Sinne ist die rein physikalische Kernleitertheorie als definitiv gescheitert zu betrachten, und auch gelegentliche Versuche, die noch nach Boruttau gemacht wurden, zum Teil in Unkenntnis der vorhergehenden Literatur (Strong[9]), Brünings[10]), Lehmann[11]), haben selbstverständlich hierin eine Änderung nicht bringen können. — Trotzdem besteht in zwei Punkten eine große prinzipielle Ähnlichkeit des Nerven mit dem Kernleiter. Einmal das äußerliche anatomische Vorhandensein eines Kernes, sei dieser nun Achsenzylinder oder Fibrille, und einer davon geschiedenen Hülle. Ob an diesem Kern selbst sich dann noch die oberflächlichen Schichten gegen den eigentlichen Inhalt differenzieren lassen — und also drei wesentliche Schichten für den Kernleiter angenommen

[1]) Literatur, vgl. S. 904, 906. — [2]) Schiff, Notes sur quelques phénomènes de polarité secondaire, Nuovo cimento, avr. 1863; Zeitschr. f. Biol. 1872, S. 71. — [3]) Werigo, Berlin 1891, S. 206. — [4]) Hermann u. Samways, Pflügers Arch. **35**, 1, 1885. — [5]) Boruttau, Ebenda **58**, 1, 1894; **59**, 47, 1894; **63**, 145 u. 158, 1896; **65**, 1, 1896; **66**, 285, 1897; **68**, 351, 1897; Zentralbl. f. Physiol. **12**, 382, 1898. — [6]) Hoorweg, Pflügers Arch. **71**, 128, 1898. — [7]) Cybulski, Anzeiger d. Akad. d. Wiss. in Krakau 1897, S. 232 u. 393; Ebenda 1898, S. 231; Zentralbl. f. Physiol. **12**, 561, 1898. — [8]) Biedermann, Elektrophysiologie, S. 656. — [9]) Strong, Journ. of Physiol. **25**, 427, 1900. — [10]) Brünings, Pflügers Arch. **100**, 367, 1903. — [11]) Lehmann, Ebenda **97**, 148, 1903.

werden müßten, stört den Vergleich nicht, wofern nur die Grenzschicht von Hülle und Kern der Sitz des wesentlichen Potentialsprunges ist. Das ist beim Platindrahtkernleiter ja unzweifelhaft die Oberfläche des Platins, wenn auch die genauere Theorie zeigt, daß der Potentialsprung sich nicht gerade auf eine mathematische Fläche beschränkt. Also Ähnlichkeit der Struktur und des Sitzes der in Betracht kommenden elektromotorisch wirksamen Fläche stellt zunächst den Nerven dem Kernleiter an die Seite (doch vgl. man S. 930). Nun hängt ferner beim Kernleiter die Weiterleitung aller Phänomene lediglich von den Strömchen ab, mit denen eine irgendwie veränderte Oberfläche die Nachbarschaft beeinflußt. Beim Nerven ist es zwar nicht erwiesen, aber in einem so hohen Grade wahrscheinlich, daß auch hier ausschließlich die von einer Stelle ausgehenden Ströme die Weiterleitung der einfachen Negativitätswelle besorgen, daß auch in diesem zweiten, oder wenn man will, dritten wichtigen Punkte der Nerv dem Kernleiter an die Seite gestellt werden kann. In diesem Sinne kann man daher von einer Kernleitertheorie der Nervenleitung sprechen. Auf eines aber muß man dabei verzichten. Die Art, wie die erregbare Substanz des Achsenzylinders auf jene kleinen Strömchen antwortet, kann nicht mehr identifiziert und in allen Stücken parallelisiert werden mit der Art, wie die Polarisation am Kernleiter unter dem Einfluß eines die Grenzfläche durchsetzenden Stromes sich ausbildet oder verschwindet. Man muß — wie ich mich ausgedrückt habe — an Stelle einer physikalischen oder, wenn man will, einer physikalisch-chemischen Polarisation eine physiologische Polarisation annehmen. Das Gesetz dieser physiologischen Polarisation ist vielleicht ein sehr einfaches, wenn es sich um den Ausdruck desselben durch Worte handelt. Ob es sich durch einfache mathematische Zeichen, etwa entsprechend dem physikalischen Polarisationsgesetz darstellen läßt, das ist fraglich! Das Wort „physiologische Polarisation" ist nicht neu. Schon vor Jahren hat Hering betont, und namentlich ist Biedermann ihm hierin gefolgt, daß es nicht anginge — auch zur Erklärung der elektrotonischen Erscheinungen nicht — ausschließlich rein physikalische Verhältnisse anzunehmen. Das Wort „physiologische Polarisation" findet sich auch bei Waller [1]), aber bei keinem Autor vor mir finde ich klar ausgesprochen, daß das spezielle Gesetz dieser physiologischen Polarisation wesentlich verschieden sei von dem der physikalischen, und vor mir hat niemand darauf hingewiesen, daß aus einer solchen Annahme heraus eine einwandfreie Erklärung der Negativitätswelle am Nerven möglich sei. Hatte doch Waller gerade in jener Abhandlung, in der er das Wort der physiologischen Polarisation verwendete, gemeint, daß durch Boruttau die Identität der Vorgänge am Nerven und Kernleiter sichergestellt sei.

Der Umstand, daß nun diese physiologische Polarisation nicht ohne Rest zurückführbar ist auf einfache bekannte physikalisch-chemische Gesetze, schließt aber natürlich keineswegs aus, daß Vorgänge dabei beteiligt sind, die in physikalischer und chemischer Beziehung vollkommen durchsichtig sind. So ist es ja mehr wie wahrscheinlich, daß die Einwirkung (die erste Reizwirkung) eines Stromes stets in Konzentrationsänderungen an der Grenze

---

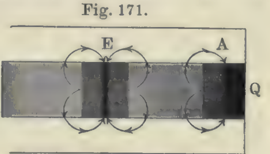
[1]) Waller, Croonian Lecture, Philosophic. Transact. of the Roy. Soc. of London, ser. B, 188, 1 f.

verschiedener Lösungsketten (semipermeabler Membranen) besteht. Diese Konzentrationsänderungen können dann ihrerseits alle möglichen Änderungen der lebenden Substanz setzen, wobei der Colloidcharakter der Grenzmembranen eine besondere Rolle spielen mag. Man kann so annehmen, daß die Negativitätswelle von einer physikalischen Zustandsänderung semipermeabler Membranen begleitet sei, oder, wie Höber[1]) will, einer Colloidzustandsänderung. Ja, es steht auch nichts im Wege, anzunehmen, daß diese Colloidzustandsänderung ihrerseits wiederum erst die Negativität bedingt, wofern nur an dem Satz festgehalten wird, daß die Strömchen selbst es sind, die an der benachbarten Stelle alle diese Zustände einleiten.

B. Über einige Formen, welche die physiologische Kernleitertheorie annehmen kann.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich also, daß man mit der rein physikalisch-chemischen Kernleitertheorie für die Weiterleitung der Vorgänge am Nerven nicht auskommt, daß man vielmehr irgendwie ein X in den Kreis der Betrachtungen hineinnehmen muß, das wir nicht ohne weiteres auf ein bekanntes Gesetz der Physik, der Chemie oder auch der physikalischen Chemie in ihrer heutigen Gestalt zurückzuführen vermögen.

Fig. 171.



Schema der Ströme im Querschnitt und an der erregten Stelle (nach Hermann).

Es ist auf mehrfache Art möglich, der letzteren Forderung Rechnung zu tragen, und es resultieren auf diese Weise mehrere Formen „physiologischer" Kernleitertheorien.

Die Unterschiede beziehen sich zum Teil auf die Lage der hauptsächlich in Betracht kommenden elektromotorisch wirksamen Flächen, die Natur der auftretenden elektromotorischen Kräfte und die Art der Wirkungsweise der erzeugten Ströme.

Der erste hier zu erwähnende Versuch ist schon vor längerer Zeit von Hermann gemacht worden. Er sagt an der Hand vorstehender Fig. 171[2]): „Betrachten wir nun die Vorgänge in der Umgebung einer primär erregten Stelle (E in Fig. 171). Der Reiz hat in ihr diejenige Veränderung hervorgebracht, durch welche sie gegen ihre Nachbarschaft negativ wird. Es entstehen die durch die Pfeilbögen dargestellten Ströme, welche wir uns in nächster Nähe ungemein intensiv vorstellen müssen, da, bei ziemlich beträchtlicher elektromotorischer Kraft, die Widerstände wegen der mikroskopischen Dimensionen sehr gering sind. Diese Ströme treten in der ruhenden Nachbarschaft aus dem Kern in die Hülle aus und an der erregten Stelle selbst in den Kern ein. Die ruhende Substanz wird also negativ, die erregte positiv polarisiert; erstere wird demnach beim Entstehen des Aktionsstromes notwendig erregt, an letzterer könnte möglicherweise eine Beruhigung durch die positive Polarisation eingeleitet werden. In diesen einfachen und tatsäch-

[1]) Höber, Pflügers Arch. 120, 492, 1907; Deutsche med. Wochenschr., Jahrgang 33, S. 1513 u. 1567; Zentralbl. f. Physiol. 21, 496, 1907. — [2]) Hermann, Handbuch (II) 1, 194.

lichen Verhältnissen liegt, wie es scheint, der Keim zu einer zukünftigen erschöpfenden Theorie der Nervenfunktionen und zu einer Erkenntnis der wahren Bedeutung der tierischen Elektrizität."

Aus dem abgebildeten Schema, sowie aus der Bemerkung l. c. S. 193: „Jeder erregte Faserquerschnitt verhält sich negativ gegen einen weniger oder nicht erregten", geht hervor, daß dabei, soweit die Erregung in Frage kommt, an solche elektromotorische Kräfte gedacht wurde, die in der Richtung der Faser auftreten. Die Zeichnung selbst läßt ja unmittelbar direkte Analogisierung mit dem Alterationsstrom erkennen. Wenn sich nun auch in der Längsrichtung wirkende elektromotorische Kräfte nicht ohne weiteres bestreiten lassen, so geht die Meinung der Mehrheit der Autoren doch heute wohl dahin, daß die hauptsächlich wirksame elektromotorische Kraft senkrecht zur Faser liegt.

Diejenigen physiologischen Kernleitertheorien, die dieses annehmen, kann man auch als Grenzflächen- oder Grenzschichttheorien der Nervenleitung bezeichnen. Wenn man dabei die Annahme macht, daß überhaupt alle wesentlichen Veränderungen, also nicht bloß der Potentialsprung, nur auf eine dünne Oberflächenschicht beschränkt sind, so erhält man eine Membrantheorie des Leitungsvorganges κατ' ἐξοχήν. Für das Verständnis meiner unten folgenden Darlegung ist es für den Leser vielleicht zweckmäßig, zunächst diese letztere Möglichkeit sich vor Augen zu halten. Doch läßt sich mein Standpunkt auch dann verteidigen, wenn die durch Erregung geweckten elektromotorischen Kräfte parallel der Faserrichtung tätig sind, entsprechend dem Schema *D* der Fig. 150, S. 862 (vgl. Cremer, l. c., 1899).

An der zitierten Stelle fährt Hermann[1]) fort: „Vorderhand ist die Durchführung einer solchen Theorie nicht möglich, es fehlen noch mannigfache Zwischenglieder, ehe man zu einer partiellen Differentialgleichung gelangt, welche etwa der des Schalles analog wäre." — „Ein einfaches Polarisationsverfahren genügt überhaupt, wie man schon jetzt sehen kann, der gestellten Aufgabe nicht; es würde bestenfalls zu einer der Wärmegleichung analogen Differentialgleichung führen. Offenbar spielt die Eigenschaft des Nervenröhreninhaltes, durch Anstöße im negativen Sinne galvanisch wirksam zu werden, auch für die Polarisationserscheinungen im Nerven eine entscheidende Rolle, so daß die Aussicht, eine erschöpfende Theorie zu liefern, in weite Ferne gerückt wird." Die Schwierigkeit, die Hermann hier empfand, führte ihn 20 Jahre später zu einer neuen Hypothese. Danach sollten sich zu den durch Polarisation bedingten Strömen gewissermaßen Ströme hinzu addieren, die sich infolge einer physiologischen Selbstinduktion entwickeln. Mit der physikalischen Selbstinduktion hat diese letztere nur Ähnlichkeit, nicht Wesensgleichheit. Sie bildet also das X in dieser neueren Form der Hermannschen Theorie, kann natürlich ihrerseits auch weiter nicht erklärt werden.

Man wird dann auch für den Nerven auf die Telegraphengleichung geführt (Kabelgleichung bei Berücksichtigung der Selbstinduktion). Der reinen Wellengleichung nähert sich übrigens die Kabelgleichung nur dann, wenn der galvanische Widerstand gegenüber dem Einfluß der Selbstinduktion vernach-

---

[1]) Hermann, Pflügers Arch. **75**, 574, 1899; **81**, 491, 1900; **109**, 95, 1905. Man vgl. auch Ann. d. Phys. **12**, 932, 1903, 4. Folge; **17**, 779, 1905; **14**, 1031, 1904; **17**, 501, 1905. Man sehe auch Bernstein, Ebenda **13**, 1073, 1904.

lässigt werden kann, Annahmen, die für den Nerven ihre besonderen Bedenken haben [1]).

Die oben erwähnte, von Hermann empfundene Schwierigkeit war nur deshalb vorhanden, weil er für die Polarisation im Nerven sich prinzipiell an dasselbe Grundgesetz band, welches für die Polarisation zwischen Metallen und Flüssigkeiten annähernd gilt.

Ich machte den Versuch, diese Schwierigkeit gründlich zu beseitigen, indem ich, wie oben auseinandergesetzt, den Begriff der physiologischen Polarisation in dem Sinne einführte, daß ihr Gesetz von dem der physikalischen Polarisation vollständig verschieden sein kann [1]). Ich bemerkte ausdrücklich [2]), daß ich es gerade als eine Aufgabe der Nervenphysiologie betrachte, dieses Gesetz der physiologischen Polarisation festzustellen. Zunächst kann man über dasselbe beliebige Annahmen machen. Während also in der allereinfachsten Form das Polarisationsgesetz nach Hermann sich so aussprechen läßt:

$$\frac{dp}{dt} = cI,$$

wenn I die Stromdichte und p die Polarisation bezeichnet, so steht a priori nichts im Wege, anzunehmen, daß bei der physiologischen Polarisation wenigstens für die Zeiten kurz nach den allerersten Einwirkungen der Ströme (auf die kommt es ja bei der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle hauptsächlich an) die Formel.

$$\frac{\partial^2 p}{\partial t^2} = cI$$

annähernde Gültigkeit habe. In diesem Falle würde sofort die gesuchte Wellengleichung für den Vorgang im Nerven sich ergeben, denn wie ich zuerst wohl dargetan habe, gilt auch für den Nerven die Beziehung, daß der Strom senkrecht durch die Trennungsfläche von Hülle und Kern proportional ist dem zweiten Differentialquotienten der Negativität nach dem Orte. Man erhält dann sofort die Gleichung:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial t^2} = a^2 \frac{\partial^2 p}{\partial x^2},$$

wo a eine Konstante, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, wäre. Ich würde gar keinen Anstand nehmen, das Gesetz der physio-

---

[1]) Cremer, Zur Theorie der Nervenfunktion, Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Sitzung vom 2. Mai 1899. — Nach dieser Mitteilung erschien ein Versuch Boruttaus, eine physiologische Beweglichkeit, Mangel an Trägheit der Ionen, anzunehmen, um zu einer wellenförmigen Fortpflanzung der Erregungswelle zu gelangen; siehe Pflügers Arch. **76**, 626, 1899. Spätere Ansichten desselben Autors, der sich im wesentlichen auf meinen Standpunkt gestellt hat, siehe man: Pflügers Arch. **81**, 360 f., 1900; **90**, 257, 1902; **105**, 435, 1904; Derselbe, Die Leitungsprobleme in der Nervenphysiologie, kritischer Sammelber. Biophysik. Zentralbl. **1**, 473, 1905; Derselbe, Die Elektrizität in der Medizin u. Biologie, S. 78 f., Wiesbaden 1906; Derselbe, Muskel- und Nervenphysiologie, in „Physikalische Chemie und Medizin" von Koranyi u. Richter, **1**, 462, Leipzig 1907; Derselbe, Elektrophysiologie in seinem Handb. d. ges. mediz. Anwend. d. Elektr. **1** (5), 394 f., 1909 (w. d. K.). — [2]) Sitzungsber. d. Morphol. u. Physiol. Ges. München 1900, S. 126.

logischen Polarisation im Nerven und, wie sich im nächsten Abschnitt zeigen wird, auch in anderen Organen in dieser allgemeinen Form für kurzdauernde Ströme zu formulieren, wenn es feststände, daß beliebige Negativitätswellen mit konstanter Geschwindigkeit über den Nerven dahingehen können. Dem scheint aber nicht so zu sein, vielmehr scheint es, als ob nur Erregungswellen bestimmter Form den Nerven zu passieren vermöchten, nicht beliebiger Form, wie etwa ein beliebiger Schall durch eine mit Luft gefüllte Röhre sich fortzupflanzen vermag. In diesem Falle braucht das Grundgesetz der physikalischen Polarisation keineswegs so einfach ausdrückbar zu sein, wie wir vorhin angenommen haben. Wie dem aber auch sei, stets muß das Gesetz so beschaffen sein und darf so angenommen werden, daß eine wellenförmige Fortpflanzung wenigstens bestimmter Wellenformen daraus resultiert. So genügt, um gewissermaßen das Extreme zu unserer einfachsten Annahme zu bilden, auch die folgende Vorstellung für eine wellenförmige Fortpflanzung. Die erste Wirkung einer heranrückenden Negativitätswelle auf eine bis dahin ruhende Nervenstelle ist lediglich eine polarisierende im gewöhnlichen Sinne, vielleicht von so geringem Betrage, daß sie für unsere Meßinstrumente nur schwierig erkennbar ist. Nach einer gewissen, beim Froschnerven jedenfalls sehr kurzen, beim Anodontanerven längeren Zeit beginnt die Stelle [und zwar möglicherweise nach dem Alles- oder Nichtsgesetz von Gotch (vgl. S. 947)] erregt, d. h. bis zum vollen Maximum negativ zu werden, und gleichzeitig oder kurze Zeit später verhält sie sich völlig oder fast völlig refraktär (vgl. S. 886) gegen die Einwirkung irgend welcher sie treffender Ströme. Auf diese Weise würde die betrachtete Stelle ihre Negativität verlieren, ohne daß das Negativwerden weiterer Stellen an der Rückbildung jener Negativität wesentlich beteiligt wäre. Das Gesetz der Polarisation für die kurzdauernden Ströme, um die es sich bei der Erregung handelt, würde also in diesem Falle sich nicht wohl in eine einfache mathematische Gleichung kleiden lassen, aber es würde sich in Worten etwa wie folgt formulieren lassen: Die Polarisationsnegativität ist anfangs Null und bleibt so lange Null oder nahe Null, bis eine bestimmte kleine Elektrizitätsmenge hindurchgegangen ist, bzw. bis eine Konzentrationsänderung von bestimmtem Betrage im Nernstschen Sinne sich entwickelt hat. Von da an wächst sie völlig unabhängig von weiteren elektrischen Einwirkungen bis zu einem Maximum und fällt wieder auf Null herab. Erst einige Zeit später würde die Stelle von neuem „polarisierbar" sein. Man sieht leicht ein, daß auch auf diese Weise notwendig eine wellenförmige Fortpflanzung der Erregungswelle resultieren muß, im weiteren Verlaufe einseitig nach einer bestimmten Richtung. Ausschließlich von der Reizstelle aus würden zwei Erregungswellen ausgehen. Aber auch in diesem extremen Falle genügt die Vorstellung einer Kernleiterstruktur und die Vorstellung einer ihr eigenes Gesetz befolgenden „physiologischen Polarisation" vollständig, um den wellenförmigen Ablauf zu erklären. Diese letztere Vorstellung hat gegenüber der ersteren den Vorzug, daß sie besonders leicht erklärt, warum Negativitätswellen am Querschnittende nicht reflektiert werden. Mit beiden extremen hier dargelegten Vorstellungen über das Gesetz der physiologischen Polarisation bei kurzdauernden Einwirkungen sind aber die Reihen der Möglichkeiten keineswegs erschöpft. Der Leser wird daraus erkennen, daß wir es in der allgemeinen Kernleitertheorie mit physiologischer

Polarisation in dem von mir näher festgelegten Sinne[1]), mit einer Vorstellung zu tun haben, deren Widerlegung nur schwer möglich erscheint. Ich erinnere nochmals an den Standpunkt, den ich schon im Jahre 1900 (l. c.) präzisiert habe: „Daß dabei (sc. bei der physiologischen Polarisation) Ladungsvorgänge, Konzentrationsveränderungen usw., die physikalisch durchsichtig sind, irgendwie mitwirken, schließe ich natürlich keineswegs aus (vgl. Nernst, Göttinger Nachr. 1899, S. 104). Ich betrachte es aber andererseits geradezu als eine Aufgabe der Nervenphysiologie, das Gesetz der physiologischen Polarisation festzustellen."

C. Die erweiterte physiologische Kernleitertheorie als allgemeinstes Prinzip der Erregungsleitung in der lebendigen Substanz überhaupt.

Es ist ganz selbstverständlich, daß die Kernleitertheorie des Nerven nur gewinnen würde, wenn sie auch außerhalb der speziell nervösen Erscheinungen zur Erklärung der Reizleitung herangezogen werden könnte. Hermann hat dies auch schon frühzeitig für den Muskel versucht. Es besteht aber zwischen dem Muskel und dem Nerven der unzweifelhafte Unterschied, daß die elektrotonischen Erscheinungen beim Muskel zum mindesten nur minimal ausgesprochen sind, vielleicht sogar fehlen, während sie beim Froschnerven eine relativ gewaltige Erscheinung darstellen, und hierfür dient ja gerade das physikalische Kernleitermodell als ein sehr genaues Bild. Es scheint daher zunächst beim Muskel die Theorie auf unüberwindliche Schwierigkeiten zu stoßen. Wofern man aber unter physiologischer Polarisation jede Reaktion des Kernes auf ein- und austretende Ströme begreift, fällt diese Schwierigkeit vollständig hinweg, denn es ist sehr wohl möglich, daß der „Kern" auf einen kurzdauernden Reiz in typischer Weise reagiert, ohne von länger dauernden Strömen erheblich beeinflußt zu werden. Es würde indessen den Rahmen meines auf allgemeine Nervenphysiologie beschränkten Referates bei weitem überschreiten, wollte ich den Versuch machen, im Detail nachzuweisen, daß die Übertragung der physiologischen Kernleitertheorie auch auf den Muskel nicht ohne Berechtigung ist. Man erinnere sich, daß auch beim marklosen Anodontanerven die Ausbreitung der Erregungswelle nach Biedermann ohne größeren Katelektrotonus im gewöhnlichen Sinne stattfindet, und andererseits ist die physiologische Kernleitertheorie der Erscheinung bei diesem Nerven bisher ebensogut möglich wie bei allen anderen. Nun könnte man sich stets im Tier- und Pflanzenreich, wo auch immer eine protoplasmatisch ermittelte Reizleitung bekannt ist, dieselbe durch irgend welche Oberflächenschichten vermittelt denken, sei es nun, daß eine solche Oberfläche z. B. mit der Gesamtoberfläche der Amöbe zusammenfällt, sei es, daß die Fortpflanzung der Erregung durch dünne Protoplasmastränge stattfindet, die ihrerseits die Rolle des Kernes gegenüber dem umliegenden Gewebe spielen. Auch hier muß ein kurzer Hinweis auf die allgemeine Möglichkeit genügen.

D. Die Natur des Kerns in den Nervenfasern.

Nehmen wir für den Augenblick an, die Kernleitertheorie des Nerven als solche sei völlig sichergestellt. Es erhebt sich naturgemäß die Frage: „Was

[1]) Vgl. Garten, Pflügers Arch. 108, 338, 1905.

haben wir denn eigentlich als Kern zu betrachten?" Hierbei ist zunächst im Auge zu behalten, daß Kern und Hülle relative Begriffe sind. Man wird aber wohl den Teil am richtigsten als Kern auffassen, der die erregbare Substanz enthält. Man wird also ohne weiteres Bindegewebe, ev. auch das gesamte umgebende Gewebe (für nackte Fasern hat Boruttau darauf hingewiesen) als Hülle in Anspruch nehmen. Über diesen Punkt dürften alle Autoren einig sein.

Die Differenzen der Anschauungen beginnen aber schon, wenn man z. B. fragt, ob auch das Nervenmark mit zum Kern zu rechnen sei oder nicht. Hermann[1]) rechnet es mit zum Kern, eine Ansicht, der nicht viele beistimmen dürften. Diskutabler ist jedenfalls die Meinung, daß der Achsenzylinder ganz als Kern aufzufassen sei, und sofort erhebt sich hier die Frage, welche Bedeutung alsdann die Neurofibrillen haben. Daß ihre Existenz im lebenden Gewebe nicht über jeden erlaubten Zweifel erhaben ist, haben wir schon gesehen (vgl. S. 795). Es läßt sich andererseits nicht leugnen, daß, wenn wir hiervon absehen und ihre Präexistenz als erwiesen annehmen, alsdann eine ganze Reihe von Umständen dafür sprechen, daß sie die „Kerne" sind, das eigentlich leitende Element, wie man sich gewöhnlich ausdrückt. Dabei ist indes zu beachten, daß nach der Kernleitertheorie Kern und Hülle unbedingt beide nötig sind, um die Weiterleitung zu garantieren, und insofern kann man die Neurofibrillen kaum allein als das leitende Element ansprechen. Die Umgebung gehört einfach dazu, wenn der Leitungsvorgang möglich sein soll. Durch sie hindurch müssen, zum Teil wenigstens, die die Weiterleitung vermittelnden Aktionsströmchen sich ausgleichen. Vom elektrophysiologischen Standpunkt aus besteht gegen die Annahme, daß die Neurofibrillen die Kerne seien, der Einwand, daß dann die auftretenden elektromotorischen Kräfte sehr groß angenommen werden müßten. Die Hüllensubstanz bildet stets einen Kurzschluß (Shunt) für den Kern[2]). Die wahren elektromotorischen Kräfte sind also stets größer als die beobachteten. Nun geben die meisten Fibrillentheoretiker an, daß der Gesamtdurchmesser der Fibrillen im Verhältnis zum Achsenraum sehr klein ist. Man werfe z. B. nur einen Blick auf die Abbildungen von Apathy[3]) bei Hirudo, um sich von den Mißverhältnissen zwischen den Dimensionen der Querschnitte des Kerns und der Hülle Rechenschaft zu geben.

An früherer Stelle (vgl. S. 819) ist schon hervorgehoben, daß nach Bethe der Querschnitt des Achsenzylinders auf $^1/_{218}$ verkleinert werden kann und dann die Fibrillen dennoch die Stelle zu passieren vermögen. Wie es scheint, schwebt Bethe dabei die Vorstellung vor, daß die Fibrillen mit unveränderter Dicke die komprimierte Stelle passieren. Wenn man jetzt annimmt, daß Kern und Hülle beiläufig wenigstens das gleiche Leitungsvermögen im galvanischen Sinne haben, so müßten die beim Aktionsstrom im Kern auftretenden wahren elektromotorischen Kräfte nach ganzen Volt zählen, eine Annahme, der nicht leicht ein Elektrophysiologe zustimmen wird. Allerdings könnte man annehmen, daß die gefärbten Fibrillen stark geschrumpft sind und in vivo ihnen ein viel größerer Durchmesser zukäme. Auch der Gedanke, daß den Fibrillen normalerweise ein sich durch die Färbung nicht absetzender Teil des perifibrillären Raumes in der Art zugewiesen wäre, daß dieser inklusive Fibrille den Kern darstelle, ist nicht ganz von der Hand zu weisen.

Nun glaubt aber Bethe den Beweis erbracht zu haben, daß gerade die nach Apathy färbbaren Fibrillen des Blutegels das eigentlich Leitende seien. Beim Blutegel erscheinen nämlich diese Fibrillen gestreckt, wenn das ganze Tier in gestrecktem Zustande fixiert wird, während sie wellig verlaufen, wenn das Tier im Kontraktionszustande fixiert ist. Solange daher übermäßige, nichtphysiologische Dehnungen vermieden werden, verändert die Fibrille ihre Länge nicht, während bei den Nervenfasern dies wohl der Fall ist. Sie sind kürzer beim kontrahierten Tier, länger beim gedehnten. Wären die Neurofibrillen nun die Kerne in unserem Sinne, so wäre die einfachste Annahme, daß die Erregung dieselbe Zeit braucht,

---

[1]) Handbuch 2, 179; Pflügers Arch. 71, 283, 1898. — [2]) Vgl. Samojloff, Pflügers Arch. 78, 38, 1899. — [3]) Apathy, Mitteil. d. zool. Station zu Neapel 12, 540 u. 526, abgebildet bei Bethe, Pflügers Arch. 122, 3, 1908.

um von einem Punkte im Schwanze des Tieres zu einem Punkte im Kopfe zu gelangen, gleichgültig, ob das Tier kontrahiert oder gestreckt ist, während nach Bethe ohne komplizierte Annahme dies nicht verständlich wäre, wenn die in ihrer Länge variable Perifibrillärsubstanz als leitendes Element aufzufassen wäre. Bethe schließt nun aus seinen Versuchen (Details müssen im Original eingesehen werden), daß tatsächlich die Übertragungszeit konstant ist. Immerhin ist zu beachten, daß das Resultat von Bethe nur unter gewissen Annahmen (siehe Original) richtig ist, und daß es auf Vergleich von Reflexzeiten beruht. Gesetzt aber auch, es wäre die Deutung richtig und die entgegenstehenden Versuche von Jenkin und Carlson[1]) im Betheschen[2]) Sinn erledigt, so scheint mir doch der Schluß des letzteren noch nicht zwingend. Durch die Dehnung werden die Verhältnisse in den Nervenfasern (Oberflächenschichten) in sehr komplizierter Weise geändert, und aus der Kernleitertheorie, wie ich sie vertrete, kann a priori gar nicht vorhergesagt werden, ob die Fortpflanzungszeit der Erregung durch dasselbe Nervenstück verlängert, verkürzt wird oder gleich bleibt. Das letztere kann, wenn es für die Tiere zweckmäßig ist, phylogenetisch sich entwickelt haben. Neue Versuche über diese Frage halte ich für unbedingt notwendig.

E. Sonstige Theorien der Nervenleitung.

Man wird nach dem ganzen Inhalt dieses Kapitels verstehen, warum ich mich bezüglich der abweichenden Theorien nur mit einem kurzen Hinweis begnüge. Alle älteren Vorstellungen sind eingehend von du Bois-Reymond kritisiert worden. Ergänzt werden dieselben durch das fünfte Kapitel von Hermann, ich verweise namentlich auf dessen Besprechungen der Pflügerschen und Bernsteinschen älteren Theorien. Wie weit Bernstein heute noch als Verfechter der Membrantheorie von dem von mir eingenommenen Standpunkte entfernt ist, vermag ich nicht anzugeben, denn gerade die Membrantheorie ist der von mir vertretenen Auffassung besonders günstig. Zuletzt hat sich Hörmann[3]) (vgl. S. 950) am energischsten dafür ausgesprochen, daß die Aktionsströme nichts weiter seien als gewissermaßen zufällige Begleiterscheinungen des nach ganz anderen Prinzipien sich fortpflanzenden Erregungsvorganges[4]).

XII. Narkose des Nerven mit besonderer Berücksichtigung der Kernleitertheorie.

A. Aktionsstrom ohne Aktion.

Wie wiederholt ausgeführt, stimmen alle Kernleitertheorien darin überein, daß die Fortleitung der Erregungen im Nerven ausschließlich durch die Aktionsströme selbst, bzw. eventuell noch durch die elektrotonischen Ströme

---

[1]) Jenkin u. Carlson, Journ. of comparative Neurology and Psychology 14, 85—92, 1904; Carlson, American Journal of Physiology 13, 351, 1905. Jenkin und Carlson schlossen aus ihren Versuchen, daß das Leitende im Nerven flüssig sein müsse. Im Anschluß an ihre und Bethes Beobachtung sei daran erinnert, daß Alcock keine Verschiedenheit in der Nervenleitungsgeschwindigkeit bei großen und kleinen Individuen gefunden hat (Alcock, Journ. of Physiol. 30; Proc. of de physiol. Soc. 1904, p. 25). — [2]) Bethe, Pflügers Arch 122, 1 f., 1908. — [3]) Hörmann, Die Kontinuität der Atomverkettung, ein Strukturprinzip der lebendigen Substanz, vgl. namentlich S. 9 bis 41. Jena 1899. — [4]) Über die erwähnten und andere Versuche sehe man die Zusammenstellung von Lehnhoff-Wyld, Zur Theorie des Nervenprinzips, Diss., Berlin 1899, vgl. S. 927; vgl. Verworn, Alte und neue Vorstellungen über das Wesen der Nervenleitung, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1, Sammelref. S. 1, 1902; Bethe, Allgem. Anat. u. Physiol. des Nervensystems, S. 301 bis 321, Leipzig 1903; Sutherland, Amer. Journ. of Physiol. 14, 112, 1905; Derselbe, Ebenda 23, 115, 1908 bis 1909 (w. d. K.); vgl. Boruttau, S. 931, Anm. 1.

bewirkt wird. Eine Reihe von Einwänden gehen nun darauf hinaus darzutun, daß Erregungszustände im Nerven sich fortpflanzen können, ohne adäquate, einem Aktionsstrom entsprechende Äußerungen, — oder auch umgekehrt Aktionsströme zu beobachten sind, während der Muskel versagt. Ja, nach mehreren Autoren soll es möglich sein, daß eine Trennung der Reizbarkeit einer Strecke von der Leitfähigkeit derselben möglich wäre, so daß ein Nerv leitfähig, aber nicht reizbar und umgekehrt sein könne. Wäre das wirklich in aller Strenge möglich, so müßte auch die physiologische Kernleitertheorie notwendig falsch sein, da ja die Leitung nach derselben auf sukzessiver elektrischer Reizung der aufeinander folgenden Teile eines Nerven beruht. Die letztgenannten Einwände beruhen auf dem Verhalten partiell durch Narkose im weitesten Sinne — auch Wärme, Kälte, mechanische Einwirkung, elektrische Einwirkung — veränderter Nervenstrecken in bezug auf den Erfolg innerhalb und oberhalb derselben angebrachter Reize. Wir werden uns also etwas näher mit ihnen beschäftigen müssen. Unter den zuerst erwähnten Einwänden nehmen durch die Schärfe ihrer Form solche von Herzen [1]) und Radzikowsky [2]) die erste Stelle ein. Herzen hat das Oxymoron gebildet und von Aktionsströmen ohne Aktion gesprochen.

Präpariert man nach Herzen einen Ischiadicus eines Frosches möglichst in situ frei, sucht die Schwelle für die Muskelkontraktion in bekannter Weise bei Reizung mit Induktionsströmen, und umgibt nun die Gegend der Elektrode mit einem Brei von Chloralose, so kommt nach Herzen ein Moment, in welchem die Muskelkontraktionen bereits verschwinden, während der herausgeschnittene Nerv am Galvanometer sofort noch deutliche negative Schwankung gibt. Dem ursprünglich von Herzen ausgeführten Experiment hat Boruttau [3]) vorgeworfen, daß es auf einem groben physikalischen Fehler beruhe, indem Herzen das einfache, rein physikalische Stattfinden einer immer besseren Nebenschließung, die der von Herzen angewandte feucht werdende Chloralosebrei den Reizelektroden bot, für ein Sinken der Erregbarkeit genommen habe, ein Vorwurf, gegen den Herzen sich jedenfalls nicht genügend verteidigt hat. Wedensky [4]) hatte u. a. geltend gemacht, daß der Nerv sich bereits wieder genügend erholt haben könne, bis er mit dem Galvanometer in Verbindung käme. Daß aber schließlich Aktionsströme beobachtbar sind, denen eine Muskelzuckung nicht entspricht, widerstreitet der Kernleitertheorie nicht, da die Reizwirkung auf das benachbarte Element bzw. auf das Endorgan zu gering geworden sein kann [5]).

B. Ein Einwand von Gotch.

Erheblicher war der folgende Einwand von Gotch. Wir sahen früher (S. 886), daß man nach Gotch, wenn man eine Elektrode an den frischen Querschnitt eines in Ringerscher Kochsalzlösung ausgeruhten Nerven und die Längselektrode um weniger als 4 mm von dem Querschnitt entfernt anlegt,

---

[1]) Intermed. biol. Inst. 5, 98; 11, 242; Compt. rend. 129, 897, 1899; Zentralbl. f. Physiol. 13, 455, 1899; Ebenda 1904, S. 286; Ebenda 15, 386 bis 387, 1901. — [2]) Zentralbl. f. Physiol. 15, 273, 1901; Pflügers Arch. 84, 57, 1901. — [3]) Boruttau, Pflügers Arch. 84, 326, 1901. — [4]) Pflügers Arch. 82, 134, 1900; Compt. rend. 135, 584, 1902; Pflügers Arch. 100, 1, 1903. — [5]) Boruttau, Pflügers Arch. 65, 1, 1897; man vergleiche Steinach, Ebenda, 55, 488, 1894. In dieser Abhandlung liefert Steinach den Beweis, daß man auch bei mechanischer usw. Reizung Negativitätsschwankungen an Galvanometer beobachten kann. Bei der heutigen Methodik (Saitengalvanometer) bietet die Beobachtung einer Negativitätswelle infolge mechanischer Reizung natürlich keine Schwierigkeit mehr.

mit dem Capillarelektrometer keine negative Schwankung erhält, während die Reizung dieses Endes sogar erhöhte Wirkung zeigt. (Vgl. S. 967.)

Gotch hat daraus geschlossen, daß hier ein paradoxes Verhalten vorläge, indem die Erregung hier nicht [nach Garten[1]), wie wir früher sahen, nur schwer] bis in die unmittelbare Nähe des Querschnittes vordringt, aber die Anspruchsfähigkeit erhöht ist und eine kräftig wirksame Negativitätswelle von derselben Stelle ausgeht. Doch hat Garten mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß hier Gotch übersehen hat, daß eine vom Querschnittsende abmortual laufende Erregungswelle wesentlich andere Bedingungen finden kann, wie eine admortual hinlaufende. (Vgl. S. 960.) Auch scheint es, als ob Gotch nicht an demselben Nerven die Reizbarkeit und das Verhalten der Negativitätswelle in der Nähe des frischen Querschnittes untersucht hätte. Es ist das wichtig mit Rücksicht auf die depressive Kathodenwirkung in unmittelbarer Nähe des Querschnittes.

Es folgt also aus den tatsächlichen Beobachtungen noch nicht die Unrichtigkeit der allgemeinen Kernleitertheorie.

Ein anderer von Gotch geltend gemachter Einwand, den in früherer Zeit schon einmal ähnlich Schiff (vgl. unten) beigebracht hatte, daß nämlich eine gegen die Kathode anlaufende Erregungswelle erlischt, während eine davon weggehende sogar erhöht wird, kann aus ganz analogem Grunde für Trennungen von Aktionsstrom und Aktion nicht geltend gemacht werden.

Am energischsten und beim ersten Eindruck wirkungsvollsten haben aber Gotch und Burch[2]) die Kernleitertheorie auf Grund von Versuchen bekämpft, bei denen die Reizstelle und ein großer Teil des Nerven abgekühlt wurde, während die Ableitungsstelle des Aktionsstromes zum Galvanometer in warmer Umgebung sich befand.

Wir haben früher (S. 887) gesehen, daß, wenn der ganze Nerv abgekühlt wird, die Dauer des refraktären Stadiums wuchs. Innerhalb des kritischen Intervalles ließen Gotch und Burch auch beim partiell abgekühlten Nerven kurz hintereinander zwei Reize auf denselben einwirken. Sie erhielten dabei einen doppelten monophasischen Strom, obschon sie nach ihrer Meinung nichts erhalten haben würden, wenn der ganze Nerv gekühlt gewesen wäre. Sie schlossen daraus, daß bei der partiellen Kühlung im kälteren Teile nur ein Aktionsstrom beobachtet werden könnte, während doch offenbar zwei getrennte Erregungen ihn passierten, und sie schlossen weiter auf völlige Unabhängigkeit von Erregungsvorgang und Aktionsstrom.

Indessen machte Boruttau (vgl. S. 888) bei Nachuntersuchungen des Gotchschen Resultates darauf aufmerksam, daß es ganz von der Länge der abgekühlten Nervenstrecke abhängt, ob man eine einfache oder Doppelschwankung sieht und da, wo der Nerv wieder warm wurde, war nach Boruttau[3]) sicher ein Aktionsstrom in den Gotchschen Versuchen mit „getrennten Zacken" vorhanden. Derselbe konnte also leicht zu zwei getrennten Erregungswellen im warmen Teile Veranlassung geben. Die vorsichtige Replik Gotchs[4]) läßt erkennen, daß dem obigen Einwand in der Tat durch die Boruttauschen Darlegungen vorläufig die Beweiskraft genommen wurde.

---

[1]) Garten, Physiologie des marklosen Nerven, S. 24. — [2]) Gotch u. Burch, Journ. of Physiol. 24, 410, 1899; l. c., p. 426. — [3]) Boruttau, Pflügers Arch. 84, 403, 1901. — [4]) Gotch, Journ. of Physiol. 28, 53, 1902.

C. Trennung der Leitfähigkeit von der Erregbarkeit.

1. Versuche mit Einzelreizen.

Im engen Zusammenhang mit dem Verhalten, das der Nerv hier in einer abgekühlten Strecke zeigt[1]), steht nun das Verhalten, das derselbe bei allen möglichen schädigenden Einwirkungen darbietet. Die Versuche werden hier besonders dann klar und durchsichtig, wenn man die schädigenden Stoffe auf einen beschränkten Bereich der Nerven einwirken läßt und hängen, wie schon gesagt, aufs innigste zusammen mit der Frage nach der Trennung von Aufnahmsfähigkeit, bzw. Reizfähigkeit und Leitungsfähigkeit im Nerven. Schiff[2]) hat zuerst für diese Anschauung gekämpft und sie auch durch Versuche zu stützen gesucht.

So glaubte er, wie auch van Deen, sich überzeugt zu haben, daß die Rückenmarksfasern direkt nicht reizbar seien, sie seien lediglich kinesodisch bzw. ästhesodisch (vgl. S. 804). Man hätte also in demselben eine völlige Trennung von Leitfähigkeit und Erregbarkeit. Auch deutete Schiff gewisse Erscheinungen bei der Blockwirkung des konstanten Stromes als Trennung von Leitfähigkeit und Aufnahmefähigkeit, indem ein zentral aber möglichst weit vom konstanten Strom (absteigend?) angebrachter Reiz noch Muskelzuckung hervorzurufen vermöchte, während dies in der Nähe der Elektroden nicht mehr möglich wäre. Schnürte Schiff ferner den einen Schenkel eines Froschpräparates so, daß die nervöse Leitung nicht gestört war und vergiftete mit Curare, so war nach ihm unter Umständen Reflexzuckung von unterhalb der Umschnürung gelegenen Teilen des Ischiadicus noch zu erhalten, während Reizung des *Plexus sacralis* versagte. Analoge Erscheinungen boten sich bei Beobachtung der negativen Schwankung dar. Ferner fand Munk[3]), allerdings ohne damals die Bedeutung dieser Versuche für die in Rede stehende Frage hervorzuheben, daß die Erregbarkeit beim absterbenden Nerven an gewissen Punkten des Ischiadicus stark herabgesetzt oder schon erloschen (?) sein kann, während zentralere Stellen sich noch als reizbar erweisen. Gad[4]) hat später, einer mündlichen Mitteilung Munks folgend, darauf hingewiesen.

Den Neuropathologen war schon lange bekannt, daß die Muskeln bei gewissen peripheren Lähmungen die übliche Reizung ihrer Nerven noch nicht beantworten, während der Kranke willkürlich die Glieder bewegen kann[5]).

---

[1]) Über den Einfluß des Gefrierens auf den Froschnerven vergl. S. 867. Die Nerven der Warmblüter werden schon vor dem Gefrieren leitungsunfähig bei Temperaturen von + 5 bis 8°. Man sehe Grützner, Pflügers Arch. **17**, 215, 1878; Boruttau, Ebenda **65**, 7, 1897; Tait, Journ. of Physiol. **34**, XXXV, 1906; Derselbe, Quart. of experim. Physiol. **1**, 79, 1908; **1**, 191, 1908 (w. d. K.); G. Weiss, Journ. de Physiol. et de Pathol. gen. **1**, 1, 1899; Wollmann und Lecrenier, Arch. intern. de Physiol. **5**, 318, 1907. Die Aufhebung der Leitungsfähigkeit wurde namentlich nach dem Vorgange von Gad zur reizlosen Vagusausschaltung benutzt. Literatur hierüber sehe man bei S. Lieben, Pflügers Arch. **118**, 247, 1907. — [2]) M. Schiff, Gesammelte Beitr. z. Physiol. **1**, 755. Über die Verschiedenheit der Aufnahmsfähigkeit und Leitungsfähigkeit im peripheren Nervensystem, Lehrb. d. Nervenphysiol. 1859, S. 75. — [3]) H. Munk, Untersuchung über die Leitung der Erregung im Nerven, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862, S. 21 bis 24. — [4]) Gad, du Bois' Arch. 1888, S. 397. — [5]) Duchenne de Boulogne, Traité de l'électrisation localisée. Paris 1861.

Ziemssen und Weiss[1]), Erb[2]), Eulenburg[3]) beschäftigten sich näher mit dieser Tatsache und stellten auch experimentelle Untersuchungen an, die zu ähnlichem Ergebnis führten.

In ein neues Stadium trat die Angelegenheit durch einen experimentellen Versuch von Grünhagen[4]), dessen Versuchsanordnung auch für die späteren Autoren vorbildlich geblieben ist.

Grünhagen zog einen Nerven durch eine kleine Gaskammer, die denselben an einer bestimmten Stelle ringförmig umschloß. Im Innern derselben waren zwei Platindrähte als Elektroden angebracht, über die der Nerv zu liegen kam. Durch passend angebrachte Glasröhren ließ sich ein Kohlensäurestrom durch diese Kammer hindurchleiten. Außerhalb der Kammer, zentral, liegt der Nerv wieder auf einem Paar Platinelektroden auf. Leitet man nun Kohlensäure durch das Innere der Kammer, so kann man konstatieren, daß die mit Induktionsschlägen geprüfte Erregbarkeit im Innern nach einiger Zeit eine merkliche Abnahme erlitten hat, während die zentrale unverändert auf derselben Höhe bleibt.

„Hieraus", sagt Grünhagen[5]), „dürfte wohl erlaubt sein, den Schluß zu ziehen, daß nervöser Erregungs- und nervöser Leitungsvorgang als verschiedenartige Prozesse voneinander zu trennen sind."

Hermann[6]) trat diesen Ausführungen zuerst entgegen und er betonte einen Gedanken, der für die richtige Auffassung allerdings von fundamentaler Bedeutung ist. Er sagt: „Die Einwirkung äußerer Reize ist stets ein verhältnismäßig roher und unnatürlicher Eingriff, und es ist sehr wahrscheinlich, daß der Reiz, welchen die Nervenelemente selbst aufeinander ausüben, wenn auch mit einem äußeren Reize nahe verwandt, ungleich günstigere Bedingungen als letzterer findet."

Experimentell haben zuerst Szpilman und Luchsinger[7]) Grünhagen bekämpft. Sie haben vor allem die wichtige Tatsache festgestellt, die auch durch keine der Nachuntersuchungen in Frage gestellt wurde, daß die narkotisierte, kurzum die geschädigte Stelle niemals gegen starke Schläge völlig unerregbar wird, ehe es die obere geworden ist. Sie machten ferner darauf aufmerksam, daß dem ersten Stadium Grünhagens — dem von ihnen sogenannten Grünhagenschen Phänomen, in welchem also für Einzelreize die „Leitfähigkeit" kaum geändert erscheint, während die „Anspruchsfähigkeit" schon erheblich herabgesetzt ist —, stets ein Stadium folgt, bei dem „oben" auch für die stärksten Erregungen die Leitfähigkeit aufgehoben ist, während von den unteren Elektroden im Bereiche der geschädigten Stelle noch eine Muskelzuckung ausgelöst werden kann. Auch machten sie darauf aufmerksam, daß die Leitfähigkeit oben ziemlich plötzlich für schwache und starke Reize verschwindet. In bezug auf die theoretische Erklärung betonten

---

[1]) Ziemssen u. Weiss, Deutsches Arch. f. klin. Med. **4**, 579, 1868. — [2]) Erb, Zur Pathologie u. pathologischen Anatomie peripherer Paralysen, Deutsch. Arch. usw. **4**, 242 u. 535, 1868; **5**, 18, 1869. — [3]) Eulenburg, Therapie der rheumatischen Facial-Paralysen, Ebenda **2** (1866). — [4]) Grünhagen, Versuche über intermittierende Nervenreizungen, Pflügers Arch. **6**, 180, 1872; Funke-Grünhagen, Lehrb. d. Physiol. **1**, 584, 1876. — [5]) Grünhagen, Versuche über intermittierende Nervenreizung, Pflügers Arch. **6**, 181, 1872. — [6]) L. Hermann, Handb. d. Physiol. **2**, 1, 187. — [7]) Szpilman und Luchsinger, Zur Beziehung von Leitungs- und Erregungsvermögen der Nervenfaser, Pflügers Arch. **24**, 347 bis 357, 1881.

sie die Bedeutung der Länge der Nervenstrecke, die die Erregungswelle durchlaufen muß. In ähnlicher Weise hatte schon du Bois-Reymond[1]) das Ritter-Vallische Gesetz[2]), nach welchem der herausgeschnittene Nerv vom Zentrum zur Peripherie absterben soll, für erklärbar gehalten, wenn er sich schließlich auch der ursprünglichen Ritter-Vallischen Anschauung anschloß. Der Gedanke von Szpilman und Luchsinger ist, ins heutige Gewand gekleidet, der folgende: Die Erregungswelle hat ein Dekrement in der geschädigten Stelle, infolgedessen kann die von oben kommende Erregung erlöschen, während die lokale Anspruchsfähigkeit noch erhalten bleibt. Sie wollten auch das „Grünhagensche Phänomen“ erklären, wobei sie sich auf den Standpunkt Pflügers, des lawinenartigen Anschwellens des Reizes stellten (vgl. S. 966).

Ihre Erklärung ist hier jedenfalls komplizierter, wenn auch im Prinzip nicht verschieden von der oben erwähnten einfachen Hermannschen.

Ich möchte bemerken, daß merkwürdigerweise ein Punkt in den bisherigen Untersuchungen nicht immer genügend beachtet wurde[3]). Wenn man mit Minimalreizen einen bestimmten Muskel zu erregen versucht, so ist es a priori nicht zu erwarten, daß an verschiedenen Stellen des Verlaufes ein Induktionsschlag, z. B. die zu diesem Muskel zugehörigen Fasern in gleich günstiger Weise reizt, denn offenbar werden gewisse Nervenfasern schon aus rein physikalischen Gründen infolge des Stromverlaufes des Reizstromes im Nerven selbst sich in einer günstigeren Lage befinden, wie andere und es leuchtet ein, daß Randfasern, welche z. B. die beiden metallischen Elektroden direkt miteinander verbinden, leichter gereizt werden können, wie die auf der anderen Seite des Nerven oder im Innern gelegenen. Diese Randfasern, die nun etwa oben gereizt werden, brauchen aber in der narkotisierten Strecke nicht notwendig ebenso günstig gelegene Randfasern zu sein, selbst dann nicht, wenn man sich bemüht, den Nerven so gerade wie möglich auszustrecken. Vielleicht kann sogar der Fall eintreten, daß die für die Reizung oben günstigsten Fasern in der narkotisierten Strecke gerade die ungünstigsten sind, wenn diese z. B. in der narkotisierten Strecke im Innern des Nerven liegen. Sie können dann hier am längsten vor der Einwirkung des Narkoticums bewahrt bleiben und zu einer Zeit noch leiten, wo die Randfasern schon völlig versagen. Man hätte dann unten ev. erhebliche Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit, während oben die Leitfähigkeit normal erhalten zu sein scheint. Daß es möglich ist, unter Umständen gleiche Reizschwellen an verschiedenen Stellen des Nerven zu finden, beweist nichts gegen die hier erörterte Möglichkeit, da die nötigen Vorsichtsmaßregeln nicht von allen Autoren in gleicher Weise beobachtet wurden. Auch ist es nicht ganz gleichgültig, ob man irgendwelche Reaktion eines peripheren Muskels oder die bestimmter Fasern beobachtet.

Die Versuche Grünhagens wurden unter Grützners Leitung von Efron[4]) wieder aufgenommen, der sachlich im allgemeinen die Angaben seiner Vorgänger nur bestätigen konnte. Er untersuchte namentlich auch Amylalkohol, Glycerin, sowie Belastung des Nerven auf ihr Verhalten zur Frage der Trennung der Erregbarkeit und Leitfähigkeit. Beachtenswert ist die Behauptung Efrons, daß Wärme und mechanische Einwirkung die Erregbarkeit

---

[1]) du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität **1**, 322. — [2]) Man sehe: Hermann, Handb. d. Physiol. **2** (1), 120. Nach den in diesem Kapitel dargelegten Tatsachen ist die frühere Idee eines Absterbens des Nerven vom Zentrum zur Peripherie wohl fallen zu lassen. Es genügt vollständig, anzunehmen, daß jede einzelne Nervenstelle in einen ähnlichen Zustand gerät, wie er durch Narkose und andere Schädigungen rascher herbeigeführt werden kann. Dem herausgeschnittenen Nerven ähnlich verhält sich der degenerierende. Vgl. Boruttau, Pflügers Arch. **115**, 304, 1906. — [3]) Man vgl. Pereles u. Sachs, Pflügers Arch. **52**, 526, 1892. — [4]) Efron, Ebenda **36**, 498, 1885.

auch für oberhalb gelegene Teile erhöhen, so daß also der nämliche Reiz verstärkt in den Muskel kommt, wenn er eine in ihrer Erregbarkeit auf diese Weise veränderte Stelle durchsetzen muß[1]).

Szpilman und Luchsinger hatten aus ihrem Versuch geschlossen, daß von einer vollständigen Trennung zwischen Leitfähigkeit und Erregbarkeit keine Rede sein kann. Efron urgiert: daß Erregbarkeit von außen und Erregbarkeit während des Ablaufes der Erregung von Teilchen zu Teilchen nicht dieselbe sei — eine Angabe, der die ersten Autoren keineswegs widersprochen haben, so daß dieser Teil der Polemik mir unverständlich geblieben ist.

Hirschberg[2]), unter Grünhagens Leitung, wiederholte im wesentlichen die Versuche der vorhergehenden Autoren und stellte sich selbst auf den Standpunkt seines Lehrers.

Die nächste größere Untersuchung stammt von Gad[3]) und seinen Schülern Sawyer, Goldscheider und Piotrowski.

Nach Gad hat man zwischen einer Längs- und einer Quererregbarkeit des Nerven zu unterscheiden. Die meisten Einwirkungen treffen nach ihm den Nerven quer — mechanisches Klopfen —, auch der konstante Strom hat nach Gad eine reizende Querkomponente; demgegenüber soll bei der Erregungsleitung das später gereizte Teilchen durch das früher erregte in der Längsrichtung angestoßen werden. Es gibt daher, nach Gad, zwei wesentlich verschiedene Arten für die Nerventeilchen, in Erregung zu geraten: ihre Quererregbarkeit und Längserregbarkeit (Längslabilität). Es kann nun ein Reagens die Querlabilität erhöhen, die Längslabilität heruntersetzen und umgekehrt, wodurch dies Experiment sich erklären soll.

Im Sinne der physiologischen Kernleitertheorie gibt es, soweit elektrische Ströme in Frage kommen — und vielleicht ist ja jede Reizung elektrisch (man siehe früher) —, auf eine gewisse Art stets nur eine quere Erregung. Auch die Aktionsströme erregen die nächstfolgende Stelle quer, indem sie die Grenzschicht senkrecht zur Faserrichtung durchsetzen. Nur muß man sich hüten, die Frage nach dieser Art der Quererregbarkeit zu verwechseln mit der Frage nach der Erregbarkeit bzw. Nichterregbarkeit für im ganzen quer zugeleitete Ströme. Bei quer zugeleiteten Strömen finden sich an demselben Faserquerschnitt neben austretenden auch dieselbe Anzahl eintretender Stromfäden. Bei Reizung eines Nerven durch einen der Länge nach zugeleiteten Strom sind in der Kathodengegend (vgl. S. 974) überwiegend — ja vielleicht ausschließlich — nur aus den Kernen austretende Stromfäden vorhanden. Der Kern wird also hier in seinem ganzen Umfange quer erregt, bei Querzuleitung des Stromes nur in einem beschränkten Teile dieses Umfanges. Wegen der nun hier obwaltenden Möglichkeit eines Mißverständnisses vermeidet man, meiner Ansicht nach, am besten den Ausdruck der Quererregbarkeit im oben erörterten Sinne und auch Gads Unterschiede von verschiedener Empfindlichkeit der Nervensubstanz für Längseinwirkungen und Quereinwirkungen sind nur geeignet, in dem an sich klaren Gebiete Verwechselungen herbeizuführen. Allerdings wollen Gad und seine Schüler gesehen haben, daß der mit Alkohol behandelte Nerv für quere Durchströmungen besondere Erregbarkeitserhöhungen zeigt (vgl. S. 974). Hermann[4]) hat gegen diese tatsächlichen Behauptungen Einwendungen gemacht. Im übrigen betrachten auch Gad und seine Schüler die Trennung von Leitfähigkeit und Erregung nur als eine scheinbare. Die natürliche Reizung des folgenden Teilchens durch das vorher-

---

[1]) Hermann hatte, wie er im Referat, Jahresber. 1885, S. 8, bemerkt, ähnliche Versuche angestellt, da sie aber einen absolut negativen Erfolg hatten, nicht publiziert. Vgl. die Angabe Howells über Warmblüternerven, Journ. of Physiol. 16, 298 f., 1894. — [2]) Hirschberg, Pflügers Arch. 39, 75, 1886. — [3]) Gad (u. Sawyer), du Bois' Arch. 1888, S. 395; Gad (u. Piotrowski), Ebenda 1889, S. 350; Goldscheider, Zeitschr. f. klin. Medizin 19, 164, 1891; G. Piotrowski, du Bois' Arch. 1893, S. 205; Gad-Heymans, Lehrb. d. Physiol. 1892. — [4]) Hermann, Jahresber. 1889, S. 13.

gehende beim Leitungsvorgang wird anders beeinflußt durch die Gifte, wie die Erregung durch künstliche, dem Nerven in der Norm ja fehlende Reize von außen.

Bezüglich der Arbeit Piotrowskis ist hervorzuheben, daß der Nerv nicht nur mit Einzelreizen, sondern auch tetanisch und mechanisch erregt wurde. Piotrowski untersuchte ferner nicht nur die Reizschwellen, sondern verglich auch die Hubhöhen bei gleicher Reizung. Er wandte zur Reizung, zum Teil unter Cybulskis Leitung, Kondensatorentladungen an. Auch untersuchte er neben der Muskelzuckung die negative Schwankung. Endlich überzeugte er sich davon, daß Haupterscheinungen auch am marklosen Olfactorius des Hechtes zu sehen sind. Aus dem letzteren Umstande, sowie aus einer Reihe von Widerstandsmessungen des Nerven während der Einwirkung der verschiedenen Agenzien, schloß er, daß den Erscheinungen einfache physikalische Verhältnisse nicht zugrunde liegen können, und namentlich auch dem Nervenmark (gegen Erb) keine hervorragende Rolle eingeräumt werden kann.

Die späteren Arbeiten von G. Weiss[1]) Dendrinos[2]), Beyer[3]), Noll[4]), Werigo[5]), Tiberg[6]), Härtl[7]), Frik[8]), Emanuel[9]) und von Fröhlich[10]) haben, soweit es sich um die Erfolge von Einzelreizen auf die Muskelzuckung handelt, im wesentlichen die früheren Szpilman-Luchsingerschen Versuche bestätigt, wobei aber die Mittel, den Nerven zu schädigen, wechselten, und speziell auch die Erstickung, namentlich durch Fröhlich, benutzt wurde.

Es sei nur einzelnes hervorgehoben: Schon Szpilman und Luchsinger hatten bei vorsichtiger Anwendung von Ammoniak in der geschädigten Stelle eine beträchtliche Erhöhung der Erregbarkeit gefunden. Piotrowski sah dieselbe auch an den oberen proximalen Elektroden. Fröhlich ist geneigt, diese Erregbarkeitssteigerungen nicht auf die angewandten Narkotika usw. zu beziehen, sondern als spontane des Nerven aufzufassen. Sie fehlen nach Fröhlich in den Versuchen, in denen man den Nerven zuerst sich hinreichend lange ausruhen läßt.

Werigo konnte bei einer Nachprüfung, namentlich unter Verwendung aufsteigender Induktionsströme an der distalen Elektrode, sich ebenfalls nicht davon überzeugen, daß verminderte Leitfähigkeit, wie Piotrowski behauptet hat, mit

---

[1]) G. Weiss, Compt. rend. 1900, p. 444; Derselbe, Journ. de Physiol. et Pathol. génér. 5, 1; Ebenda 1903, p. 31. — [2]) G. Dendrinos, Über das Leitungsvermögen des motorischen Froschnerven in der Äthernarkose, Pflügers Arch. 88, 98, 1902; vgl. Joteyko u. Stefanowska, Compt. rend. 1901, p. 1111—1114; Dieselben, Travaux de l'Inst. Solvay 4, 249, Bruxelles. — [3]) Hermann Beyer, Narkotische Wirkung von Riechstoffen und ihr Einfluß auf die motorischen Nerven des Frosches; Arch. f. Physiol., Suppl., 1902, S. 203. — [4]) Zeitschr. f. allgem. Phys. 3, 1, 57, 1904. — [5]) Werigo, Zur Frage über die Beziehung zwischen Erregbarkeit und Leitfähigkeit des Nerven; Pflügers Arch. 76, 522, 1899. — [6]) Tiberg, Über den Unterschied zwischen Reizbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven, Arb. d. Petersb. Ges. d. Naturf., Abt. f. Zool. u. Physiol. 25, 19; man sehe das Referat in Hermanns Jahresber. 1895, S. 16. — [7]) Engelmanns Arch. f. Physiol. 1904, S. 65 f. — [8]) Frik, Die Abhängigkeit der Erregbarkeit des peripherischen Nerven vom Sauerstoff. Dissert. Berlin 1904. Speziell S. 28 f. — [9]) Emanuel, Engelmanns Arch. f. Physiol. 1905, S. 482 f. — [10]) Fröhlich, Erregbarkeit und Leitfähigkeit des Nerven, Zeitschr. f. allg. Physiol. 3, 148, 1904; 3, 131, 455, 1904; vgl. Fröhlich u. Tait, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 4, 105 f., 1904; man sehe auch Thörner, Ebenda 8, 534 f. 1908; vgl. Fröhlich, Ebenda 9 (w. d. K.), Sammelreferat: Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung 1909, S. 1 f. Man vgl. auch die Abhandlung Breyers: Über die Wirkung verschiedener einatomiger Alkohole auf die Flimmerepithelien und die motorischen Nerven, Pflügers Arch. 99, 481, 1903. Man sehe hierzu die Ansicht Fröhlichs, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 9, 10, 1909 (Sammelreferat).

erhöhter Anspruchsfähigkeit in der narkotisierten Strecke selbst verbunden sein kann. Wedensky untersuchte dann speziell den Einfluß der Streckenlänge und der Dauer der Narkose auf das Auftreten der Erscheinungen. Er fand, daß die letztere um so länger dauern muß, je kürzer die erstere ist, was namentlich noch von Fröhlich bestätigt wurde. Werigo suchte vom Standpunkte der älteren Kernleitertheorie aus verständlich zu machen, wieso die Erregung mit Hilfe elektrotonischer Stromzweige auch eine erregungsunfähige Stelle des Nerven zu überspringen vermöchte.

Noll unterschied bei seinen Versuchen zwei Typen. Reizte er mit stark übermaximalen Schlägen, Typus 1, so sah er zunächst wenig Unterschied in bezug auf die Muskelzuckung zwischen oben und unten. Die Leitfähigkeit und die Erregbarkeit nahmen im allgemeinen parallel ab, schließlich verschwindet die Leitfähigkeit vor der Erregbarkeit. Bei der Erholung kehrt die letztere zuerst zurück. Diese Versuche bilden, nebenbei bemerkt, eine schöne Illustration des Satzes, daß alle Fasern, die noch fähig sind, die Erregung von der oberen Reizstelle zum Muskel hindurchzuleiten, in demselben Grade auch unten durch einen äußeren Reiz erregt werden können, wenn man diesen hinreichend stark nimmt. Reizte Noll mit Reizen, die gerade etwas übermaximal waren, so erhielt er als Typus 2 das scheinbare Erhaltensein der Leitfähigkeit bei erheblichem Sinken der Erregbarkeit. Auch dieses Resultat ist leicht verständlich, denn Noll reizte oben stets maximal und da die Strecke durch die Narkose nicht beeinflußt wird, so bliebe diese Reizung oben auch im weiteren Versuch eine maximale, während an der unteren Nervenstrecke wegen der durch Narkose verminderten Anspruchsfähigkeit für äußere Reize die anfänglich maximalen Reize weniger bzw. nicht wirksam werden konnten. Es ist auch durchaus nicht auffallend, daß Typus 1 und Typus 2 sich gleichzeitig entwickeln. Merkwürdig wäre nur, wenn es vorkommen könnte, daß ein starker Einzelreiz oben angewendet weniger Wirkung zeigen würde wie ein schwacher. Dieses paradoxe Verhalten kommt aber nur scheinbar vor, wie sich aus den Darlegungen von Fröhlich[1]) ergibt.

2. Versuche mit rhythmischer Reizung.

Ein wichtiger Fortschritt in der Erkenntnis der Zustände in der geschädigten Nervenstrecke wurde durch die Untersuchungen von Wedensky[2]) herbeigeführt, der zum systematischen Studium periodischer Erregungen überging und vor allen den Erfolg seiner Reizungen durch das Telephon, nicht nur durch die Muskelzuckung, kontrollierte. Das letztere ermöglichte es Wedensky zu zeigen, daß die scheinbar unveränderte Leitfähigkeit in der narkotisierten Strecke bereits im Beginn des Experimentes nicht mehr unverändert ist. Wenn man der Strecke zwischen veränderter Stelle und dem Muskel das Telephon anlegt und oberhalb der geschädigten narkotisierten Stelle rhythmisch reizt, so ändert sich der Ton des Telephons bereits zu einer Zeit, wo die Prüfungen in der bisherigen Art Unterschiede der Leitfähigkeit nicht erkennen ließen.

Wedensky und seine Schüler[3]) haben mit Nachdruck angegeben, daß der Nerv durch die mannigfachsten Einwirkungen, zunächst durch Narkotika im weitesten

---

[1]) l. c. 3, 176. — [2]) Wedensky, Pflügers Arch. 82, 134, 1900; 100, 5, 1903; Compt. rend., 13. Okt. 1902. Über die Anwendung des Telephons vgl. das Zentralblatt f. med. Wiss. 1883, S. 465: Recherches téléphoniques sur les phénomènes électriques dans les appareils musculaires et nerveux. St. Pétersbourg 1884. Zitiert nach Journ. de Physiol. et de Pathol. gen. 1903, p. 1042. Uchtomsky, Pflügers Arch. 100, 190, 1903; Semënoff, Ebenda 100, 182, 1903; Paerna, Ebenda 100, 145, 1903. — [3]) Ich zitiere noch nach dem Jahresbericht von Hermann, 1906, S. 31 bzw. 38: Malischeff, Wirkung des konstanten Stromes auf den der Narkose unterworfenen Nerven, St. Petersburg 1906; Lewitscheff, Die Wirkung der Haloide und

Sinne, aber auch durch andere Gifte, durch mechanische und elektrische Mißhandlungen, speziell auch durch kathodische Einwirkung einer Nervenstrecke in den „parabiotischen" Zustand übergeht. Der parabiotische Zustand ist dabei, nach Wedensky, ein eigentümlicher Erregungszustand. Er ist dadurch charakterisiert, daß er, ähnlich wie ein Querschnitt, negativ ist gegen seine Umgebung, daß aber von ihm im allgemeinen eine Erholung zur Norm möglich ist. Der Demarkationsstrom zeigte nur den extremen parabiotischen Zustand der durchschnittenen Nervenzellen. Die parabiotische Stelle macht dabei im allgemeinen vier Stadien durch:

1. Das „Transformationsstadium", in welchem rhythmisch eintreffende Erregungswellen auf einen anderen Rhythmus transformiert werden;

2. das „paradoxe" Stadium, in welchem starke Erregungen schlecht oder gar nicht, schwache Erregungen dagegen noch relativ gut geleitet werden, und

3. das „Hemmungsstadium", in welchem nach Wedensky gewisse Hemmungswirkungen ankommender Erregungen auf Reize, die in der narkotisierten Strecke selbst angebracht sind, gefunden werden. Ein letztes

4. Stadium kann man als das „Stadium der völligen Reizlosigkeit", der „völligen Leitungsunfähigkeit", bezeichnen.

Man muß immer wieder beachten, daß es im wesentlichen rhythmische Reizungen sind, mit Hilfe deren das Wedenskysche Resultat erzielt wurde. Auch am ganz unveränderten, nicht narkotisierten Nervmuskelpräparat lassen sich dabei ähnliche Erscheinungen — bei gleichzeitiger Reizung an verschiedenen Stellen — beobachten, die in einer gegenseitigen Störung der Erregungswelle durch eine Art Interferenz zu bestehen scheinen und bei denen jedenfalls die Reizübertragung vom Nerven auf den Muskel in der Nervenendplatte in Frage kommt [1]). In dieser finden dann Vorgänge statt, die denen in der narkotisierten Strecke ähnlich sind. Hierher gehören gewisse Versuche von Kaiser, namentlich aber auch von Hoffmann und Amaja, die in einem früheren Abschnitt dieses Bandes, S. 455, bereits besprochen wurden. Hier können wir uns nur mit den Erscheinungen in einer geschädigten Nervenstelle selbst beschäftigen.

D. Aktionsstrom und Narkose.

Es war von vornherein zu erwarten, daß die genaue Verfolgung des Aktionsstromes mit dem Rheotom bzw. mit dem Kapillarelektrometer — heute wäre das Einthoven-Galvanometer noch passender — allein in der Lage war, die eigentümlichen hierbei zu beobachtenden Verhältnisse völlig befriedigend aufzuklären. Zuerst zu erwähnen sind hier jedoch die Versuche von Waller, der mit einem gewöhnlichen, möglichst aperiodischen Galvanometer und rhythmischen tetanischen Reizen arbeitete. Dabei zeichnete ein Lichtfleck des Galvanometers auf langsam beweglicher photographischer Platte. Die Fig. 172, 173 u. 174 geben einige Beispiele für die auftretenden Erscheinungen, wenn der ganze Nerv dem schädlichen Reagens ausgesetzt wird. Die dickere Linie entspricht der gewissen langsamen Änderungen unterworfenen Ruhelage des Galvanometers. Die Ausschläge nach unten

---

der Säuren auf die Funktionen des Nerven, St. Petersburg 1906; Gulinowa, Der Einfluß der Kühlung auf die Funktion des Nerven, St. Petersburg 1906; Denemark, Über den Einfluß des destillierten Wassers auf die Funktionen des Nerven, St. Petersburg 1906.

[1]) Vgl. Fuld, S. 987, Anm. 7.

stellen die negativen Schwankungen, die nach oben positive Nachschwankungen dar[1]).

Es sind aus den Kurven Wallers Beispiele — Äther und Kohlensäure — entnommen. Hierbei sieht man zunächst eine Vergrößerung der

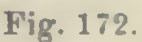
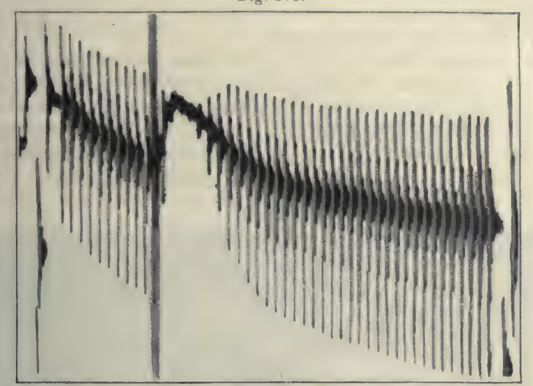
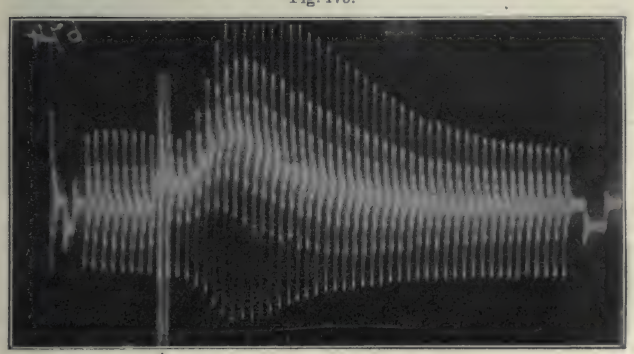


Fig. 172.



Wirkung des Äthers $(C_2H_5)_2O$ auf die elektrische Reaktion des isolierten Nerven. (Aus Waller, Tierische Elektrizität, S. 20. Leipzig 1899.)

Fig. 173.



Wirkung einer „schwachen" Dosis Kohlensäure. Primäre Erregung. (Aus Waller, Tierische Elektrizität, S. 50. Leipzig 1899.)

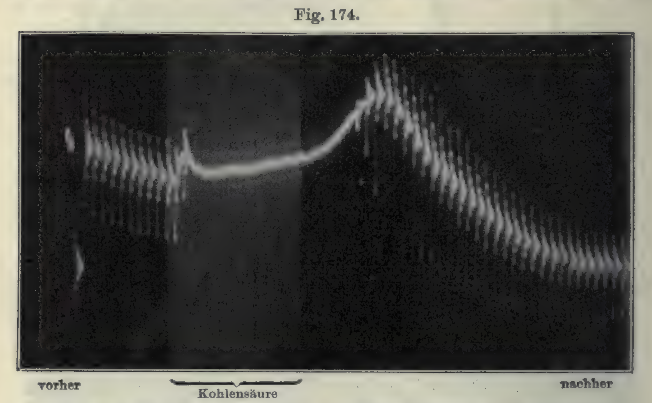
negativen Schwankung und auch die positive Nachschwankung unter der Einwirkung dieser Gifte eintreten. Später ergibt sich vollständige Schwächung

[1]) Waller, Observations on isolated nerve, Philosophical Transactions 188, Ser. B, London 1897; Derselbe, Tierische Elektrizität, Leipzig 1899. Man sehe auch Alcock, The action of anaesthetics on mammalian nerve, Journ. of Physiol. 28, Proc. of Physiol. Soc. 1902, p. 43; Derselbe, The action of anaesthetics on living tissues, I. The action on isolated nerve, Proc. Roy. Soc. 77 (B), 267—282, 1906.

und unter Umständen auch wieder eine mehr oder minder vollständige Erholung. Auch bei der Erholung können Vergrößerungen der negativen Schwankung zur Beobachtung gelangen. Ganz ähnliche Kurven erhielt Waller[1]) auch nach längerem Tetanisieren des Nerven. Er führte sie auf Kohlensäureproduktion im Nerven zurück. Auf jeden Fall handelt es sich hier um das erste Zeichen der Ermüdung des Nerven, die also ihrerseits ähnlich wirkt wie eine leichte Narkose.

Da das einfache Galvanometer nur die Integralschwankung darstellt, so kann jenen Kurven Wallers z. B. nicht entnommen werden, ob die scheinbare Vergrößerung des Effektes nur durch Erhöhung der maximalen elektromotorischen Kraft oder nur durch längere Dauer des einzelnen Aktionsstromes bedingt ist. Boruttau[2]) untersuchte zuerst die Verhältnisse beim Nerven, wenn der ganze Nerv der Einwirkung der Kohlensäure ausgesetzt war, mit

Fig. 174.



Wirkung einer starken Dosis Kohlensäure. Vollständige Anästhesie mit darauffolgendem Excitationsstadium. (Aus Waller, Tierische Elektrizität, S. 50. Leipzig 1899.)

dem Rheotom und fand vor allem, daß im wesentlichen die Dauer des Aktionsstromes verlängert wird, während die maximale elektromotorische Kraft keine Steigerung aufwies. Mit Hilfe des Capillarelektrometers fand Garten[3]) für Kohlensäure ebenfalls den gedehnteren Verlauf des Aktionsstromes am Olfactorius des Hechtes. Derselbe fand Ähnliches für die Einwirkung des Veratrins auf den Nerven. Später wurden diese Versuche von Boruttau und Fröhlich[4]) weitergeführt und sie ergaben nun als Hauptresultat, daß beim einzelnen

[1]) Waller, Tierische Elektrizität, S. 62 f., Leipzig 1899. Man sehe den früheren Abschnitt über Ermüdung, S. 899 f., sowie die Abhandlung von Thörner, die mir unmittelbar vor Schluß der Korrektur zu Gesicht kommt; Thörner, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 10, 29, 1909. — [2]) Pflügers Arch. 84, 337 f., 1901. — [3]) Garten, Beitr. z. Physiol. d. markl. Nerven 1903, S. 43 bis 46. — [4]) Boruttau u. Fröhlich, Pflügers Arch. 105, 444, 1904; vgl. Boruttau, Ebenda 107, 193, 1905; 115, 287, 1906. Neuerdings bringt Fröhlich die Erscheinungen in der narkotisierten Strecke mit seinem Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung in Zusammenhang (w. d. K.). Zeitschr. f. allgem. Physiol. 9, Sammelreferat S. 1 f., 1909; vgl. S. 942.

monophasischen Aktionsstrom (Längschnitts-Querschnittsstrom), wenn die Längsschnittsableitung innerhalb der geschädigten Stelle liegt, eine bedeutende Verlängerung des absteigenden Schenkels zu konstatieren ist, — eine negative Nachwirkung, die sogar als dauernde Schwächung des Ruhestromes imponieren kann. Befindet sich die veränderte Stelle nur zwischen Reiz und abgeleiteter Strecke, so ist die allgemeine Gestalt des Aktionsstromes nicht verändert, nur bewirkt die geschädigte Stelle, daß die maximal auftretende elektromotorische Kraft kleiner wird, um so kleiner, eine je längere Strecke die Erregungswelle zu durchlaufen hat. Boruttau und Fröhlich bezeichnen diesen Erscheinungskomplex als das Lokalisationsgesetz. Dasselbe ist nur ein spezieller Fall des allgemeinen Satzes, den wir früher kennen gelernt haben, daß nämlich die Form der im Nerven ablaufenden Aktionsstromwellen wenigstens relativ unabhängig ist von der speziellen Form des Reizes. Bei Zugrundelegung der allgemeinen Kernleitertheorie kann ja die narkotisierte Strecke auf den weiteren Ablauf der Aktionsstromwelle im unveränderten Rest des Nerven nur insofern einwirken, als der Aktionsstromreiz des letzten narkotisierten Querschnittes merklich verschieden ist von dem entsprechenden eines normalen Nerven. Ob aber, wie die Autoren des Lokalisationsgesetzes wollen, die maximale elektromotorische Kraft unter allen Umständen am Ende der narkotisierten Strecke geringer ist, dürfte für die einzelne Nervenfaser noch keineswegs erwiesen sein[1]).

E. Das „Alles- oder Nichtsgesetz“ am Nerven.

Gotch[2]) hat die Negativitätswelle des Froschnerven untersucht, wenn er den Nerven nicht maximal, sondern untermaximal reizte. Er fand dann, daß die Form der Aktionsstromkurve bzw. die in ihr erkennbaren zeitlichen Momente hierbei nicht geändert sind, und daß derselbe Effekt erreicht wird, wenn man nur einen Teil des Nerven (einzelne Bündel des Plexus) maximal reizt. Er hat daraus geschlossen, daß vielleicht für die einzelnen Nervenfasern das „Alles- oder Nichtsgesetz“ gilt. Bekanntlich wurde das letztere zuerst von Bowditch[3]) für das Herz aufgestellt. Die einzelnen Fasern würden also entweder gar nicht oder maximal erregt werden können. Der Gedanke von Gotch ist schwierig zu beweisen, aber auch schwierig zu widerlegen.

Es verlohnt sich vielleicht von ihm aus, die Erscheinungen in der narkotisierten Strecke zu betrachten. Dann läßt sich das Lokalisationsgesetz für die einzelne Faser nicht mehr aufrecht erhalten, und die Abnahme des Maximums der Negativitätswelle beim Durchgang durch die narkotisierte Strecke wohl nur so deuten, daß die Zahl der erregten Nervenfasern geringer wird, die Erregungswelle in der einzelnen Faser erlischt, während sie in anderen ungeschwächt hindurch-

---

[1]) Auch scheint es nicht sehr glücklich, alle diese Untersuchungen als elektropathologische dem Verhalten des normalen Nerven gegenüberzustellen, da im Prinzip bei der Einwirkung von Wärme und namentlich von Kälte, also immerhin unter Bedingungen, die gemeiniglich als physiologische zu betrachten sind, dieselben Erscheinungen auftreten. So hatte ja schon Verwej mit dem Rheotom gefunden, daß der Aktionsstrom sich nicht ändert, wenn zwischen Reiz und abgeleiteter Strecke der Nerv selbst gekühlt ist, und zwar in eben demselben Sinne wie durch alle die Gifte, die man bisher untersucht hat. — [2]) Gotch, Journ. of Physiol. 28, 395—416, 1902. — [3]) Vgl. Dieses Handbuch 1, 235, 1905.

geht, oder nach vorübergehender Schwächung sogar wieder anwächst. Dadurch, daß der Ort des Erlöschens für die einzelne Nervenfaser verschieden liegt, würde der Eindruck eines stetigen Dekrementes auch dann erzeugt werden, wenn die maximale elektromotorische Kraft in der einzelnen Nervenfaser dieselbe bliebe. Jedenfalls hat sie am Schlusse in den erregten Nervenfasern, wenn man das „Alles- oder Nichtsgesetz“ annimmt, den vollen Wert.

Die Veränderungen in der Aktionsstromkurve auf Einzelreiz gehen natürlich parallel mit Veränderungen der Anspruchsfähigkeit derselben Nervenstellen für einen zweiten Reiz. Die refraktäre Phase wird verlängert, und so erklärt sich das Ausfallen gewisser Erregungswellen in der narkotisierten Strecke des Transformationsstadiums Wedenskys. Es erklärt sich in ähnlicher Weise auch das Hemmungsstadium. Es ist hierbei für die Erklärung gleichgültig, ob nur maximale oder auch submaximale Erregungen in der einzelnen Faser weiter geleitet werden können. Dagegen scheint das „Alles- oder Nichtsgesetz“ mit den Erscheinungen im paradoxen Stadium nicht recht vereinbar zu sein. Hier scheint es zunächst notwendig zu sein, auch für die einzelnen Nervenfasern Negativitätswellen verschiedener Intensität zuzulassen. Im paradoxen Stadium machen starke tetanisierende Reize nur eine Anfangszuckung, schwächere rufen Tetanus hervor. Hier scheint es naheliegend, anzunehmen, daß durch die erste stärkere Erregung die Bedingungen für ein stärkeres Dekrement der zweiten Erregungswelle geschaffen werden bzw. für ein rascheres Erlöschen derselben. Man wird wohl ferner schließen, daß diese in der narkotisierten Strecke erlöschende zweite Erregungswelle immerhin die Bedingungen für das Erlöschen der dritten schafft usf., während bei schwächeren tetanisierenden Reizen die einzelnen Wellen die narkotisierte Strecke zu passieren vermögen. Immerhin halte ich dadurch das „Alles- oder Nichtsgesetz“ der Nervenfaser noch nicht für erledigt. Es bleibt noch die Möglichkeit, daß die narkotisierte Stelle durch die starken Ströme elektrotonisch oder unipolar selbst affiziert wird. Auch könnten in der narkotisierten Strecke die einen Fasern durch benachbarte erregte beeinflußt werden, indem hier eine gewisse Ausnahme von dem Gesetz der isolierten Leitung denkbar erscheint. (Siehe weiter unten.) Endlich müßten die Versuche mit sinusoidalen Wechselströmen angestellt werden.

Wie dem auch sei, ob das „Alles- oder Nichtsgesetz“ gilt oder nicht, die einfache Annahme, daß in der narkotisierten Strecke die Art, wie die einzelne Stelle der Nervenfaser auf sie treffende Aktionsströme antwortet, geändert ist, genügt vollständig, alle beobachteten Erscheinungen zu erklären. Man erkennt also, wieso diese letzteren vom Standpunkt der physiologischen Kernleitertheorie aus begriffen werden können.

Im Anschluß hieran möchte ich anhangsweise noch einige weitere Einwände gegen diese letztere besprechen.

F. Anhang. Einige spezielle Einwände gegen die Kernleitertheorie.

Ein Einwand gegen die Kernleitertheorie rührt von Engelmann[1]) her, der der Meinung war, es müßten starke Erregungen sich rascher fortpflanzen als schwache. Allerdings ist dieser Einwand hauptsächlich gegen die Übertragung der Kernleitertheorie auf die Reizleitungsverhältnisse in der Muskelfaser gerichtet, aber wenn die physiologische Kernleitertheorie am Nerven richtig ist, so ist sie jedenfalls im Erklärungsprinzip für die Erregungsübertragung überhaupt, und wenn es umgekehrt Erregungen gibt, die sich durch die Protoplasmamasse fortpflanzen, ohne durch Ströme bedingt zu sein, so wäre damit den Zweiflern in bezug auf die physiologische Kernleitertheorie für den Nerven eine nicht unwesentliche Stütze an die Hand gegeben. Starke Erregungen müssen, so schließt Engelmann, weiterhin Ströme aussenden als schwache; infolgedessen weiter weggelegene Teilchen direkt er-

---

[1]) Engelmann, Pflügers Arch. 66, 574, 1897.

regen und sich rascher fortpflanzen können. Dieser Schluß ist nicht berechtigt. Einmal würde, wenn das Alles- oder Nichtsgesetz für die einzelne Nerven- oder Muskelfaser Geltung haben würde, die Voraussetzung Engelmanns fallen, daß es in bezug auf eine einzelne Muskelfaser verschieden starke Erregungen geben könnte und ob benachbarte Fasern mit in Erregung sind oder nicht, hat nur wenig Einfluß auf die in den Kern ein- und austretenden Stromfäden, wie ich noch weiter darlegen werde. Aber auch wenn man annimmt, daß verschieden starke Erregungen in der einzelnen Faser sich fortpflanzen können, braucht — wie die Theorie ergibt — daraus ebensowenig eine raschere Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu folgen, wie etwa ein starker Ton sich nicht rascher durch die Luft fortpflanzt als ein schwacher. Nicht die Höhe der Negativität, sondern der zweite Differentialquotient derselben nach dem Orte ist maßgebend für die Stärke der in den Kern ein- oder austretenden Stromfäden. Die Reizwirkung auf den nächstfolgenden Querschnitt[1]) hängt daher viel mehr von der Anstiegsform der Negativität als von ihrem absoluten Werte ab. Eine nach der Höhe der Negativität gemessene starke Erregung braucht also nicht notwendig für irgend einen Querschnitt beim Weiterschreiten der Negativitätswelle eine stärkere Reizung zu bedeuten. Wäre das aber auch der Fall, so käme doch in Frage, ob bei stärkerer Reizung eines Querschnittes derselbe zeitlich rascher antwortet wie bei schwacher. Es kann also nach der physiologischen Kernleitertheorie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit für starke und schwache Erregungen sehr wohl konstant sein.

Nahe verwandt mit dem vorhin erwähnten Engelmannschen Einwand ist die Behauptung, nach der Kernleitertheorie sei das Gesetz der isolierten Leitung nicht erklärlich, indem die Aktionsstromwelle der einen Faser die benachbarte reizen müsse. Um die Sache zu vereinfachen, denken wir uns eine zentral gelegene Faser, in der allein eine Negativitätswelle sich fortleitet. Dann ist es richtig, daß ein großer Teil der Stromfäden, die in den Kern ein- bzw. austreten müssen, auf ihrem Wege andere Nervenfasern passieren. Aber es leuchtet doch unmittelbar ein, daß selbst die benachbarten Fasern nur einen verschwindenden Bruchteil reiner Kathoden, z. B. im Verhältnis zu der Mittelfaser, erhalten können (vgl. S. 974). Die Stromfäden außerhalb des Kernes der in Erregung gedachten Nervenfaser werden ja das Bestreben haben, sich über den Querschnitt möglichst zu verteilen. Selbst benachbarte Fasern werden also im wesentlichen quer durchsetzt. Nehmen wir aber selbst den für die isolierte Leitung ungünstigsten Fall an, daß alle Fasern in Erregung geraten, mit Ausnahme einer einzigen, die zunächst unerregt bleiben soll, nehmen wir ferner an, es verlaufen alle Negativitätswellen synchron, alle Fasern seien streng parallel, dann würde hier die unerregte Faser von allen übrigen Stromkomponenten empfangen und die Faser als Ganzes ungefähr in gleicher Intensität längs durchströmt sein, wie die Hülle der übrigen, wenn wir von Unterschieden des Leitungsvermögens absehen. Da aber der Kern unter allen Umständen nur einen Bruchteil — man denke an die möglicherweise vorhandene geringere Leitfähigkeit des Nervenmarks — der Stromfäden, die bei gleichmäßigem Leitvermögen auf die ganze Faser treffen würden, aufnimmt, so ist die Reizwirkung auch in einem solchen Falle schon aus diesem Grunde geringer. Es kommt noch etwas hinzu, eine genauere Beachtung der Form der Negativitätswelle ergibt, was hier näher darzulegen zu weit führen würde, zwar eine kräftige Reizung der erregten Faser, aber nur eine schwache der Nachbarfaser, indem den Kathoden der einen nicht Kathoden der anderen Fasern, sondern Anoden entsprechen. (Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, daß die Form der Negativitätswelle selbst mir eine der besten Stützen der Kernleitertheorie zu sein scheint.) Nun haben wir bisher auch nicht der Wirkung der Polarisation Rechnung getragen, die ebenfalls der isolierten Leitung zu gute kommt. Übrigens wissen wir nicht, ob in unserem

---

[1]) Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei nochmals daran erinnert, daß die Veränderung infolge der Reizung zwar den ganzen Querschnitt treffen kann, daß sie aber andererseits möglicherweise allein auf die Grenzschicht (Plasmahaut) beschränkt bleibt (vgl. S. 930). Jedenfalls erfolgt nach den Vorstellungen Nernsts die die Erregung auslösende Konzentrationsänderung nur in den Grenzschichten.

künstlich konstruierten extremen Falle — alle benachbarten Fasern erregt und nur eine Faser nicht erregt — nicht eine wirksame Reizung zustande kommen könnte.

Unsere Experimente, auf denen das Gesetz der isolierten Leitung sich stützt, beziehen sich ja immer nur auf das Verhalten in Stämmen gemeinsam verlaufender Nervenfaserbündel. In der Tat sehen wir, wenn durch einen frischen Querschnitt günstige Bedingungen geschaffen werden, wie aus den von Uexküllschen Experimenten zur paradoxen Zuckung hervorgeht, benachbarte Fasern kräftig miterregt werden.

Es widerspricht also auch das Gesetz der isolierten Leitung nicht der Kernleitertheorie. Diejenigen Forscher, die sich nicht auf den Boden der Kernleitertheorie — auch nicht in der hier von mir vertretenen Form — stellen, z. B. Hörmann, betrachten die elektrischen Erscheinungen als etwas ganz Nebensächliches. Sie halten die Aktionsströme im allgemeinen für zu schwach, die Weiterleitung zu besorgen. Das ist das eine Extrem. Im anderen Extrem hält man die Aktionsströme für so stark, daß sie die Nachbarschaft reizen müssen, und konstruiert den Einwand gegen die Kernleitertheorie aus der isolierten Leitung.

Nach meiner Überzeugung liegt die Wahrheit hier in der Mitte, d. h. die Kernleitertheorie, wie ich sie vertrete, erklärt alle bisher sichergestellten Tatsachen der Nervenphysiologie.

XIII. Änderungen der Erregbarkeit des Nerven durch zugeleitete Ströme.

A. Historisches.

Schon sehr bald nach Galvanis Entdeckungen hatten mehrere Forscher, z. B. Valli, Fowler und Pfaff [1]), bemerkt, daß bei Armierung der Nerven mit verschiedenen Metallen gewisse Änderungen der Erregbarkeit in unserem heutigen Sinne auftreten. Systematische Versuche in dieser Richtung hat aber erst Ritter angestellt. Er ließ Froschschenkel sehr lange, mehrere Stunden lang, in geschlossenen Ketten einfachster Art (Metallbögen) liegen. — Bei im Nerven absteigendem Strome [2]) bekam er dann nur noch schwächere bzw. keine Zuckungen bei Wiederöffnen und -schließen. Beim aufsteigenden Strome erhielt er anfänglich immer stärkere Zuckungen, schließlich den nach ihm benannten „Ritterschen Öffnungstetanus“.

Später hat Ritter [3]) den Komplex dieser Erscheinungen „Gesetz der Modifikation der Erregbarkeit durch den konstanten Strom“ genannt.

Volta fand gegenüber Ritter, daß jeder Strom, wenn er auf dieselbe Weise immer wieder einem Nerven zugeleitet wird, stets Schwächerwerden sowohl des Schließungs- als auch des Öffnungseffektes erzeugt. Kehrt man dann den Strom um, so wirkt der umgekehrte Strom viel energischer. Das gilt für Ströme, welches auch ihre Richtung ist (Voltasche Abwechselung). — Ritter näherte sich in seinen Ergebnissen später denen Voltas bei der Verwendung starker Ketten, doch wurde er auch auf einen besonders wichtigen Umstand aufmerksam: er fand, daß das Geschlossensein eines be-

[1]) C. H. Pfaff, Über tierische Elektrizität und Reizbarkeit. Leipzig 1795. (Kap. XXXI: Scheinbare Verstärkung der Reizbarkeit durch den Reiz der tierischen Elektrizität.) — [2]) Die kurzen Ausdrücke „absteigend“ und „aufsteigend“ hat erst später du Bois eingeführt. — [3]) Vgl. Beiträge zur näheren Kenntnis des Galvanismus und der Resultate seiner Untersuchung 2, 118 bis 139. Jena 1805.

liebigen Stromes den Effekt der Öffnung ebendesselben Stromes erhöht und für die Schließung desselben herabsetzt. Manganinis Versuche schienen dagegen die ursprünglichen Voltaschen [1]) Anschauungen zu bestätigen.

Das ganze einschlägige Gebiet wurde durchgearbeitet durch Rosenthal [2]) und ziemlich gleichzeitig durch Wundt [3]). — Jener kam zu den Ergebnissen:

„Jeder konstante Strom, welcher auf einen (motorischen oder sensiblen) Nerven oder einen Muskel einwirkt, versetzt diesen in einen Zustand, in welchem die Öffnung dieses und die Schließung des entgegengesetzten Stromes eine heftige Erregung setzen, wogegen die Schließung des ersteren und die Öffnung des letzteren (entweder unwirksam sind oder) auf die vorhandene Erregung hemmend wirken, und zwar hat in beiden Fällen die Schließung eine stärkere Wirkung als die betreffende Öffnung."

Wundt wich im Detail von Rosenthal wieder ab und betonte Differenzen zwischen auf- und absteigendem Strome. Speziell stellte er fest, daß bei schwachem absteigenden Strome, den Rosenthal weniger konstant wirksam gefunden hatte, niemals — auch im weiteren Verlaufe — Schließungs- oder Öffnungszuckungen auftreten. Für stärkere Ströme fand Wundt (vgl. Pflüger, Elektrotonus, S. 83) eine wesentlich deprimierende Wirkung des Stromes.

Es muß scharf betont werden, daß sich diese Behauptungen zunächst nur auf Erregungen des Nerven (Modifikation seiner Erregbarkeit) beziehen, wenn die Ströme an denselben Stellen zugeleitet werden. Ritter ging aber in der Aufdeckung der Tatsachen noch weiter. Er fand, daß ein solcher durchströmter Teil auch für andersartig applizierte elektrische Reize eine Veränderung seiner Erregbarkeit zeigt, je nach „Erregbarkeitsstufe" und Stromrichtung verschieden. Ja, Ritter [4]) behauptete, daß nach längerer Durchströmung eines Nerven auch die extrapolare Strecke, die Strecke, die sich zwischen Strom und Muskel befindet, einen Zustand veränderter Erregbarkeit — um in der heutigen Nomenklatur zu sprechen —, die katelektrotonische Strecke relativ kräftigere Zuckungen, die anelektrotonische schwächere als vorher zeigt.

Aus der Abhandlung bzw. aus dem Original (in der bayerischen Akademie) ist mir nicht ganz klar geworden, ob Ritter die Prüfungen schon während des Geschlossenseins des Stromes oder erst nach Öffnung desselben vorgenommen hat. Wahrscheinlich ist das erstere der Fall, und so sind die wesentlichsten Tatsachen der Erregbarkeitsänderungen durch den Strom von Ritter schon gefunden worden. — Auf seinen subjektiven Versuch mit der Säule werden wir später zurückkommen (vgl. S. 990.)

Im Jahre 1830 fand Nobili [5]), daß Froschpräparate sich beruhigen können, wenn sie von einem Strom durchflossen werden, und zwar kommt möglicherweise beiden Stromrichtungen diese Fähigkeit zu.

Matteucci beschäftigte sich mit demselben Phänomen, und auch du Bois-Reymond [6]) sah Ähnliches. — Sorgfältiger untersuchte Valentin [7])

---

[1]) Voltasche Alternativen und Abwechselungen. — [2]) J. Rosenthal, Über Modifikation und Erregbarkeit durch geschlossene Ketten und die Voltaschen Abwechselungen. (Henle u. Pfeuffer, Zeitschr. f. rat. Med. 4, 3. Reihe, S. 139, 1858). — [3]) Arch. f. physiol. Heilkunde 2, 356. — [4]) Gehlens Journ. 6, 421, 1808. — [5]) Ann. d. Phys. 1830. — [6]) Unters. 1, 383. — [7]) Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 2 (2), 654, 1848.

diese Tatsachen. Es ergab sich, daß ein Reiz unwirksam wird, wenn zwischen ihm und dem Muskel ein genügend starker elektrischer Strom durchgeleitet wird. Auch fand er die Herabsetzung der Erregbarkeit im absteigenden Anelektrotonus.

Ohne Valentins Angaben zu kennen, durchforschte Eckhard dieses Gebiet. Er ließ die Zuckungskurven auf einem Helmholtzschen Myographion sich aufzeichnen, verwandte unpolarisierbare Elektroden (Kupfer-Kupfersulfatlösung-feuchte Fäden), benutzte als Reizmittel nicht nur konstante Ströme, sondern auch Induktionsströme und wendete zur Prüfung der Erregbarkeit durch chemische Reize Kochsalz an. Auch prüfte er den Einfluß eines Scherenschnittes als Reiz. — Er fand, daß bei allen den Stromstärken, die ihm zur Verfügung standen, ein oberhalb des Stromes angebrachter Reiz nur vermindert, nie erhöht wird. Die Herabsetzung unterhalb einer Anode stellte er gleichfalls klar und fand die erregbarkeitssteigernde Wirkung der Kathode. Eckhard erkannte endlich, daß auch bei aufsteigendem Strom jenseits der Kathode erhöhte Erregbarkeit herrschen müsse. — Er kam zu dem Satz [1]):

„Jeder konstante, den motorischen Nerven durchfließende Strom stellt auf der durchflossenen und über die positive Elektrode hinaus gelegenen Strecke Verminderung, dagegen auf der jenseits der negativen Elektrode befindlichen Erhöhung der Erregbarkeit her.“

Eckhard gelang es nicht — wegen mangelnder Hilfsmittel, die Ströme hinreichend fein abzustufen — den Beweis für die Erhöhung der Erregbarkeit im aufsteigenden Katelektrotonus zu erbringen.

B. Versuche Pflügers.

Diesen wichtigen Schritt tat Pflüger, dem als glücklicher Umstand die Erfindung des Saitenrheochords von du Bois-Reymond zu Hilfe kam, das ihm ermöglichte, ganz schwache Ströme dem Nerven zuzuleiten. Auch er bediente sich der nach damaligen Begriffen unpolarisierbaren Elektroden, vermied aber die feuchten Fäden Eckhards, benutzte ein vereinfachtes Myographion mit feststehender Glasplatte, konstruierte für uniforme Schließungen seinen Fallhammer usw. (siehe Pflüger, „Elektrotonus“).

Pflüger versuchte ferner das Verhalten der intrapolaren Strecke aufzuklären, und nachdem er vergebens versucht hatte, durch quere Durchströmung des Nerven zum Ziele zu gelangen, benutzte er die chemische Reizung.

Er brachte ein Tröpfchen konzentrierte Kochsalzlösung an den Nerven, und um das Entstehen sekundärer Elektrodenstellen zu vermeiden (siehe weiter unten), nahm er mit Filtrierpapier die überschüssige Lösung wieder weg [2]). — So fand er, daß bei schwachen Strömen intrapolar in der Gegend der Kathode erhöhte — in der Gegend der Anode herabgesetzte Erregbarkeit stattfinde —, daß bei stärkeren Strömen sich der Indifferenzpunkt verschiebe und bei stärksten Strömen der Anelektrotonus bis an die Kathode heranreicht, wie aus der nachfolgenden Fig. 175 ersichtlich ist, die die intra- und

---

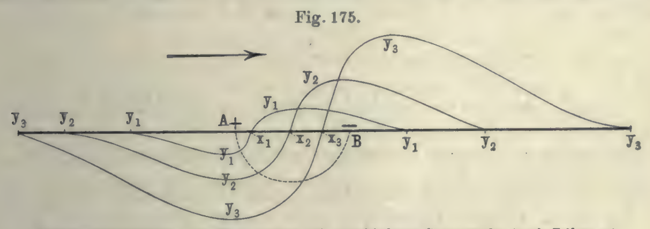
[1]) Beiträge z. Anat. u. Physiol. 1, 45, 1858. — [2]) Trotz dieser Maßnahme bleiben für die Kerne sekundäre Elektrodenstellen bestehen.

extrapolare Verbreitung des Elektrotonus darstellen soll, soweit er sich durch Erregbarkeitsänderungen verrät. A und B sind die Eintritts- bzw. Austrittsstellen des Stromes, y_1 zeigt die Erregbarkeitsänderungen für die schwächsten, y_3 für die stärksten Ströme an.

Auch die Pflüger möglich erscheinende „totale" Reizung der durchflossenen Strecke mit einem Induktionsschlag schien ihm eine Bestätigung dieses Resultates zu liefern.

Wie Pflüger[1]) in der Einleitung seines „Elektrotonus" berichtete, richtete er sein Hauptaugenmerk „zunächst und besonders auf die Urvariabeln des Elektrotonus, um zu ermitteln, ob der Zuwachs der Erregbarkeit in ähnlicher Weise von diesen abhängen möchte wie derjenige, welcher von den »dipolaren« Kräften herrührt", und als Resultat seiner Untersuchungen ergibt sich ihm[2]), „daß die Gesetze, welche der Gang der Nadel am Multiplikator verkündet hat, denjenigen geradezu identisch sind, welche das andere, nämlich das physiologische Reagens, nunmehr auf das klarste dargelegt hat". — Er spricht ferner von der „auffallenden Übereinstimmung" und „der Kongruenz der durch den Elektronus bedingten Veränderungen der Erregbarkeit einerseits und der elektromotorischen Kräfte des Nerven andererseits".

Fig. 175.



Erregbarkeitsänderung im Elektrotonus bei verschiedener Stromstärke (nach Pflüger).

Zur Zeit der Pflügerschen Untersuchungen war im wesentlichen aber der Zustand im An- und Katelektrotonus nach du Bois-Reymond derselbe, indem eine gleiche säulenartige Anordnung der Moleküle stattfand, und Pflüger standen nur die Differenzen im elektrischen An- und Katelektrotonus in der Größe und der Art des Abfalles zu Gebote, um die Verschiedenheiten der Wirkung bei Anode und Kathode auf die Erregbarkeit begreifen zu lassen.

Später, als die du Bois-Reymondsche Theorie der ursprünglichen säulenartigen Polarisation von den meisten Forschern verlassen wurde und die durch Matteucci und Hermann begründete Theorie der Kernpolarisation dieselbe verdrängte, war der absolute Unterschied der Erregbarkeit sofort begreiflicher als im Jahre 1859. — Die Kerne waren im Anelektrotonus positiv, im Katelektrotonus negativ polarisiert, und Hermann hat denn auch sofort für den Erregbarkeitsunterschied in den beiden Zuständen die positive bzw. negative Kernpolarisation verantwortlich gemacht. Jetzt entsprach dem positiven und negativen Zeichen der Erregbarkeit auch ein hinreichend antagonistisches elektrisches Verhalten.

[1]) Pflüger, Elektrotonus. Einleitung, S. V. Berlin 1859. — [2]) Ebenda, S. 432.

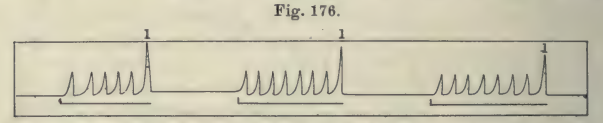
Erwähnt sei in diesem Zusammenhange, daß die von Pflüger eingeführten Ausdrücke „An- und Katelektrotonus“ von du Bois-Reymond herrühren, wie aus einer gelegentlichen Äußerung desselben hervorgeht[1]).

C. Bestätigung des Eckhard-Pflügerschen Gesetzes.

Die durch Valentin, Eckhard und Pflüger festgestellten Tatsachen der Veränderung der Erregbarkeit sind späterhin durch eine ganze Reihe von Forschern nachgeprüft worden. Nicht alle kamen zu demselben Ergebnis, und einzelne Abweichungen werden uns noch im Folgenden beschäftigen. Von denen, welche die dargelegten Tatsachen im wesentlichen bestätigen, seien Wundt[2]) und namentlich auch Hermann[3]) genannt.

Tigerstedt[4]) hat in besonders eleganter Weise sich der mechanischen Nervenreizung bedient. — Er hämmerte den Nerven mit einem nach Art des Tetanomotors konstruierten Hammer, der nach dem Rhythmus eines Metronoms den Nerven erregte. Wenn die Schläge so schwach waren, daß eine Muskelzuckung nicht folgte, traten während des Geschlossenseins eines absteigenden polarisierenden Stromes stets solche Zuckungen auf (wie nachstehende Fig. 176 zeigt). Die Striche zeigen den Schluß des Stromes an, die mit 1 bezeichnete

Fig. 176.



Erhöhung der Erregbarkeit für mechanische Reize im Katelektrotonus (nach Tigerstedt).

Zuckung rührt vom Schluß des polarisierenden Stromes her. Ähnlich sind die Kurven in anderen Fällen, und ganz speziell wichtig ist es, daß es Tigerstedt auch gelang, für die intrapolare Strecke die Erregbarkeitsveränderungen darzutun.

Auch Wundt (l. c.) hat das letztere bei elektrischer Reizung schon mit Erfolg versucht, indem er einen großen Widerstand in den Reizkreis einschaltete und so das Einbrechen des polarisierenden Stromes vermied. Werigo[5]) schaltete in beide Stromkreise, was zuerst Hermann vorgeschlagen hatte, große Widerstände ein und konnte so ebenfalls die Erregbarkeit in der intrapolaren Strecke prüfen. — Zanietowski[6]) versuchte dasselbe mit Hilfe von Kondensatorentladungen. (Die Einwände Werigos gegen diese Versuchsanordnung siehe Pflügers Arch. **84**, 578, 1901.)

Bis auf einen noch zu erwähnenden Punkt haben die jetzt genannten Autoren im wesentlichen alle Angaben Pflügers bezüglich der Erregbarkeitsänderung während des Geschlossenseins des Stromes bestätigt.

---

[1]) du Bois-Reymond, dessen Archiv 1891, S. 410. — [2]) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren I, Erlangen 1871. (Arch. f. d. ges. Physiol. **3**, 437—440, 1870.) — [3]) Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. **7**, 497—498, 1873. — [4]) Bihang Till. kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar **6**, No. 22; vgl. S. 818. — [5]) B. Werigo, Effekte der Nervenreizung durch intermittierende Kettenströme, Berlin 1891; man sehe auch von demselben, Pflügers Arch. **31**, 417, 1883; **84**, 260 u. 547, 1901. — [6]) Zanietowski, Rozprawy Akademii Umiejetnosci wydzial matemat.-przyrodniczy (poln.), Ser. II, **10**, 93. Krakau 1896.

Nach dem Aufhören des Stromes tritt nach Pflüger eine Umkehrung der Wirkungen ein, die Erregbarkeit an der anelektrotonisiert gewesenen Stelle ist erhöht, an der katelektrotonisierten Stelle herabgesetzt. Diese Herabsetzung an der Kathode macht aber sehr schnell ebenfalls einer positiven Modifikation Platz, so daß die Erregbarkeit des ganzen Nerven einige Zeit nach der Durchströmung erhöht ist. Es muß aber bemerkt werden, daß für die durchflossene Strecke selbst namentlich die zeitlichen Verhältnisse der Entwickelung der Erregbarkeitsunterschiede auch noch heute sehr wenig durchforscht sind, und was andere Nerven als den Froschnerven betrifft, so sind Versuche nach Art der in diesem Abschnitt besprochenen an marklosen Nerven bisher nur ganz spärlich angestellt.

So sah von Uexküll bei *Eledone moschata* eine gewisse Beruhigung der Mantelmuskulatur eintreten, wenn er den Mantelnerven in Anelektrotonus versetzte. Die Undurchgängigkeit der Erregung durch einen hinreichend starken konstanten Strom konnte er aber nicht bestätigen.

Am marklosen Riechnerven des Olfactorius fand Garten [1]) bei Verzeichnung der Aktionsströme mit dem Capillarelektrometer die typischen Wirkungen auftreten, wenn er in unmittelbarer Nähe der Anode oder Kathode aufsteigende Induktionsströme durch den Nerven schickte. Doch muß bemerkt werden, daß der eine Pol bei Garten mit dem Pol des konstanten Stromes zusammenfiel [2]). Ich selbst habe in noch nicht veröffentlichten Versuchen am Verbindungsnerven von *Anodonta cygnea* bei Anlegung von drei Paar Elektroden die typischen Wirkungen gesehen. Auch hier wurde nicht das Erfolgsorgan beobachtet, sondern die durch die Aktionsströme bewirkten Ausschläge des Saitengalvanometers miteinander verglichen. Doch fehlt es heute noch an einer gründlichen Durcharbeitung des Gebietes für die marklosen Nerven.

D. Depressive Kathodenwirkung.

In einem Hauptpunkte sind die Pflügerschen Angaben heute besonders zu ergänzen bzw. richtigzustellen. Es handelt sich hier um den Symptomenkomplex der depressiven Kathodenwirkung, an dessen Klarstellung vor allen Dingen Werigo in hervorragendster Weise beteiligt ist.

Schon lange vor diesem indes hatte Schiff [3]) gelegentlich behauptet, daß bei starken Strömen die Erhöhung der Erregbarkeit an der Kathode in eine Depression übergehe. Auch Engelmann [4]) wurde auf denselben Tatsachenkomplex geführt, ohne ihn aber zunächst weiter systematisch zu verfolgen.

Grünhagen und Hermann fanden, wie wir noch sehen werden, vor dem russischen Forscher das sogenannte Scheitern der Erregung an der Kathode. Ja, Grünhagen [5]) behauptete schon im Jahre 1869 direkt eine zerstörende Wirkung der Kathode auf den Nerven. (Man vgl. auch Grün-

---

[1]) S. Garten, Beitr. z. Physiol. d. marklosen Nerven 1903, S. 72 bis 73. — [2]) Anordnung von Hermann u. Tschitschkin (vgl. folgende Seite). — [3]) M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen, S. 94, Lahr 1858 bis 1859; vgl. J. Budge, Virchows Arch. 28, 296, 1863. — [4]) Engelmann, Pflügers Arch. 3, 409, 1870. — [5]) A. Grünhagen, Über das Wesen und die Bedeutung der elektromotorischen Eigenschaft der Muskeln und Nerven, Zeitschr. f. rat. Med. 36, 132, 1869.

hagen, Die elektromotorischen Wirkungen lebender Gewebe. Berlin 1873. S. 113.) Mit Werigos einschlägigen Untersuchungen haben sich dann noch Zanietowski[1]), Lhoták von Lhota[2]), Bürker[3]), Hermann und Tschitschkin[4]) und, unter Leitung von Wedensky, Paerna[5]) beschäftigt. Als älterer Vorläufer Werigos kommt auch Rutherford[6]) in Betracht. Derselbe hatte sich zur Aufgabe gestellt, eine Diskrepanz in gewissen Angaben von Bezolds zu dem gewöhnlichen Gegensatz zwischen Kat- und Anelektrotonus aufzuhellen. von Bezold[7]) fand nämlich, daß im Gebiete des Anelektrotonus nicht nur verminderte Anspruchsfähigkeit, sondern auch verminderte Leitfähigkeit für die Nervenerregung herrscht. Auffallenderweise fand er auch Ähnliches für den Katelektrotonus. Die Versuche waren so angestellt, daß dem Nerven drei Paar Elektroden angelegt wurden, durch welche ihm auch drei Öffnungsinduktionsschläge zugeführt werden konnten. Aus der Differenz der Latenzzeiten der Muskelzuckung bestimmte v. Bezold das Leitungsvermögen der unteren und der oberen Nervenstrecke. In den Kreis des obersten Paares konnte nun auch eine konstante elektromotorische Kraft eingeschaltet werden, und man konnte so die obere Strecke in An- bzw. Katelektrotonus versetzen. Rutherford trennte den ersten Stromkreis in zwei weitere, so daß polarisierender Reiz und Reizkreis getrennt blieben, wenn auch der Reiz dicht an der dem Muskel näheren Elektrode appliziert wurde. Er fand nun bei schwachen Strömen und raschem Arbeiten die erwartete Vermehrung der Leitfähigkeit im Katelektrotonus und sah diese in ihr Gegenteil überkehren, wenn er zu stärkeren Strömen überging[8]).

Hierher gehören, wie sich noch zeigen wird, ferner vielleicht gewisse Beobachtungen von Billharz und Nasse[9]), die eine Umkehr der gewöhnlichen Erregbarkeitsänderungen durch mannigfache Schädigungen des Nerven, auch durch den elektrischen Strom, feststellten.

Wie schon der von Werigo gewählte Name sagt, handelt es sich bei dem in Rede stehenden Phänomen darum, daß nach längerer oder kürzerer Zeit, je nach der Stärke des Stromes, die anfänglich beobachtete normale Eckhardsche Steigerung der Erregbarkeit abnimmt, was gelegentlich auch Pflüger schon bemerkt hatte, daß sie aber, was die früheren Forscher nicht gesehen hatten, schließlich in ihr Gegenteil übergeht. Selbst ein sehr schwacher Strom zeigt diese Erscheinung, wofern er nur hinreichend lange geschlossen war, und diese Herabsetzung überdauert bei hinreichend langem Geschlossensein eines hinreichend starken Stromes sogar das Öffnen des-

---

[1]) J. Zanietowski, Untersuchungen über die elektroton. Veränderungen der Nervenerregbarkeit mit Hilfe des Kondensators, Rozprawy Akad. Umiejetnosci. Wydzial mat. Przyrodniczy, Ser. II, **10**. Krakau 1896. — [2]) Bull. intern. de l'acad. d. sc. de Bohème 1898. (Zit. nach Hermanns Jahresbericht.) — [3]) Bürker, Über die Beziehung zwischen der Richtung reizender Öffnungsinduktionsströme und dem elektrotonischen Effekt in der intrapolaren Nervenstrecke, Pflügers Arch. **81**, 76, 1900. — [4]) Hermann u. Tschitschkin, Die Erregbarkeit des Nerven im Elektrotonus, Pflügers Arch. **78**, 53 bis 63, 1899. — [5]) Paerna, Pflügers Arch. **100**, 145, 1903. — [6]) Rutherford, Elektrotonus, Journ. of Anat. and Physiol., 2. Ser., No. 1, Nov. 1867, p. 87. — [7]) Bezold, Untersuchungen über die elektr. Erregung der Nerven und Muskeln 1861, S. 109. — [8]) Vgl. Gotch, Text-Book of Physiol. **2**, 502. Edinburgh und London 1900. — [9]) Billharz u. Nasse, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862, S. 66.

selben. Sie klingt nun durch Erholung langsam ab, dabei bleibt aber eine Fähigkeit des Nerven zurück — sehr rasch wieder und durch verhältnismäßig schwache Ströme die volle Depression zu zeigen —, so daß eine gewisse latente Änderung des Nerven stattgefunden hat. — Entgegengesetzt wirkende Ströme (also nachträglich anodische Polarisation) beschleunigen die Erholung. Eine vorläufig anodisch polarisierte Stelle kann, ehe diese Erholung vollständig eingetreten, dabei die Eigentümlichkeit darbieten, eine Erhöhung der Erregbarkeit im Anelektrotonus zu zeigen, indem während der Dauer eines umgekehrt gerichteten Stromes eine vorübergehende plötzliche Aufhebung der kathodischen Depression stattfindet. Niemals findet hierbei übrigens durch anodische Polarisation eine Erhöhung der Erregbarkeit über den am völlig frischen Nerven erzielten Wert statt.

Engelmann, Lhoták von Lhota, Zanietowski waren geneigt, diese depressive Kathodenwirkung auf eine Verschiebung des Pflügerschen Interferenzpunktes über die Anode hinaus zu beziehen. Doch ist dies, wenn man den Parallelismus der elektrotonischen und übrigen Elektrotonuserscheinungen festhält, vom Standpunkte der Kernleitertheorie aus, wie Hermann und Werigo mit Recht hervorheben, geradezu etwas Unbegreifliches. Aber auch die Meinung von Hermann, es möchte die mögliche negative Polarisation des Nerven bereits ein solches Maximum erreicht haben, daß eine weitere Steigerung durch die Aktionsnegativität unmöglich erscheint, dürfte wohl Bedenken unterliegen. Dagegen spricht vor allem der sowohl bei Zanietowski wie durch Werigo festgestellte Umstand, daß die Kathodendepression die Öffnung des Stromes erheblich überdauern kann.

Eine Meinung von Bürker [1]), es könnten unter oder neben der Kathode infolge des Polarisationsgegenstromes während des Geschlossenseins des Hauptstromes eine sekundäre Anode gebildet werden, ist von Werigo [2]) energisch bekämpft worden. Auch ich halte den Versuch Bürkers für nicht glücklich, muß es aber ablehnen, im Rahmen des Handbuches darauf näher einzugehen.

Von den Erklärungsversuchen Werigos selbst will ich nur eine auch sonst wahrscheinliche Tatsache hervorheben. Die kathodisch polarisierte Stelle verhält sich nämlich wie eine Demarkationsstelle, und es dürfte in der Tat hier ein Moment gelegen sein, das die Erscheinung dem Verständnis näher zu bringen geeignet ist. Grünhagen (l. c.) spricht von der Wirkung der Kathode wie von einer Ligatur, die die durchströmte Nervenpartie von der benachbarten scharf abtrenne und damit auch die Fortpflanzung der Erregbarkeit im Nerven hindere, unter Umständen selbst ganz unmöglich mache. Auch Wedensky sieht durch die Kathode des Stromes im Nerven den parabiotischen Zustand entstehen, der nach ihm die Negativität der Nervensubstanz am Querschnitt bedingt. Diese Ansicht ist um so bemerkenswerter, als auch für die anodische positive Polarisation die Möglichkeit des „anodischen Querschnittes" ernstlich zu berücksichtigen ist (vgl. S. 983). Im übrigen hat Werigo

---

[1]) K. Bürker, Pflügers Arch. **81**, 76 f., 1900; **91**, 373 f., 1902. Auf die Wichtigkeit der tatsächlichen Feststellungen Bürkers über den Parallelismus zwischen Änderungen der Erregbarkeit und der Größe der elektrotonischen Ströme möchte ich nicht verfehlen, hier besonders hinzuweisen. — [2]) Werigo, Pflügers Arch. **84**, 260, 1901.

eine sehr detaillierte Hypothese entwickelt, um alle Erscheinungen zu erklären, die nur ganz kurz skizziert werden kann, da die physikalische Grundlage dem Referenten stark angreifbar zu sein scheint. Die nach Werigo an der polarisierbaren Grenze der Nervenfaser sich ansammelnden Ionen, die katelektrotonischen Ionen, sind nach ihm die direkte Ursache der Depression. Werigo [1]) macht ferner ad hoc die Hypothese, daß diese katelektrotonischen Ionen allein sich in den Ruhepausen nicht wieder mit den anelektrotonischen vereinen, sondern den Dissoziationsgrad der stromleitenden Nervensubstanz im Vergleich mit der Norm vergrößern helfen. Werigo denkt sich, daß sie jetzt bei einer abermaligen Polarisation sofort in größerer Zahl am Kern anhaften werden, womit z. B. der rasche Wiedereintritt der Depression beim Wiederschließen des Stromes in derselben Richtung verständlich wäre usw. (Weitere Einzelheiten sehe man im Original.)

In anderer Art denkt sich Biedermann die Wirkung der Kathodendepression, nämlich als eine lokale Ermüdung der Nervensubstanz. Wenn man diesen Gedanken durchführen will, so zeigt jedenfalls diese Art von Ermüdung manche Züge, die gewöhnlicher Ermüdung und Erholung fremd sind. Werigo hat selbst den Gedanken schon einmal diskutiert, aber abgelehnt. Zu beachten ist auch, daß eine Grenze zwischen Ermüdung und Schädigung sehr schwer zu ziehen ist (vgl. S. 899).

Die depressive Kathodenwirkung läßt noch nachträglich Licht fallen auf eine Reihe von Versuchen, die ohnedem schwer verständlich waren. So begreift man, wie unbedingt notwendig es ist, tadellos frische Nerven zu nehmen, wenn schon die erste Durchströmung den Nerven dauernd verändert, und wie manche Untersucher zu scheinbaren Abweichungen von den Eckhard-Pflügerschen Sätzen geführt werden konnten.

Werigo selbst weist in dieser Beziehung auf gewisse Beobachtungen von Lautenbach [2]) und Valentin [3]) hin. Desgleichen erklärt er die Behauptung von Munk [4]), daß der Nerv im Katelektrotonus nur die Erhöhung der Erregbarkeit für absteigende Schläge zeige. — Daß die Versuche von Billharz und Nasse vielleicht hierher zu rechnen sind, wurde schon oben erwähnt. Pflüger und Obernier [5]) wollten die von Pflüger angenommene negative Modifikation an der Kathode nach Aufhören des Stromes feststellen. Ihre Resultate sind vielleicht auf persistierende Kathodendepression zu beziehen. Während im Anfang Werigo die Kathodendepression als sekundäre Wirkung der primären Erhöhung gegenüberstellte, läßt er dieselbe jetzt gleich von Anfang an sich entwickeln, und es dürfte daher überhaupt schwer sein, zu unterscheiden, was negative Modifikation im Sinne Pflügers und was schon während der Schließung vorhandene depressive Kathodenwirkung ist.

Es kann ferner gar keinem Zweifel unterliegen, daß diese depressive Kathodenwirkung mit dafür verantwortlich zu machen ist, wenn ein konstanter Strom zwischen Reiz und Muskel die Muskelkontraktionen zu unterdrücken vermag [6]), und wir werden bei der Besprechung des sogenannten dritten Falles des Zuckungsgesetzes auf diesen Punkt noch einmal zurück-

---

[1]) Werigo, Pflügers Arch. **84**, 595, 1901. — [2]) Arch. d. scienc. phys. et nat. **58**, 98—99, 1877. — [3]) Zeitschr. f. Biol. **8**, 235 bis 236, 1872. — [4]) Arch. f. Anat., Physiol. 1866, S. 380. — [5]) Obernier, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861, S. 269. — [6]) Vgl. Hermann, Pflügers Arch. **10**, 215, 1875.

kommen müssen. Nach den Auffassungen von Grünhagen und Hermann tritt sogar das Scheitern der Erregungswelle an der Kathode früher ein als an der Anode. Es ist notwendig, um dies klar zu erkennen, näher auf das Verhalten der Aktionsströme im polarisierten Nerven einzugehen.

E. Aktionsströme im polarisierten Nerven.

Bernstein[1]) war der erste, der an Stelle des Muskels das Galvanometer verwandte, um über den Einfluß des extrapolaren Kat- und Anelektrotonus Aufschluß zu erhalten. Er traf unter anderem folgendes Arrangement (infrapolare Anordnung): Polarisierender Strom, Reizelektroden und ableitende Elektroden.

Bei den ersten Versuchen fand hier Bernstein ein paradoxes Resultat. Er fand nämlich Verstärkung der negativen Schwankung im Katelektrotonus, Abnahme im Anelektrotonus. Es zeigte sich aber, daß dies nur Geltung hat, wenn der polarisierende Strom die abgeleitete Strecke beeinflußt und stärkere Reizströme angewandt werden. Bei größerer Entfernung vom polarisierenden Strome und Ableitungsstrecke und Minimalreizen tritt auch hier das typische Verhalten, wie es Valentin und Eckhard für die Muskelzuckung festgestellt haben, hervor. Die oben erwähnte Abweichung beruht im wesentlichen auf der von Bernstein festgestellten Tatsache, daß alle elektrotonischen Ströme eine negative Schwankung ebenso erleiden wie der ruhende Nervenstrom. Es findet da unter Umständen eine Art algebraische Summation der Wirkungen statt. Allerdings glaubt später Bernstein, daß bei starken Reizen sich der Einfluß von Kat- und Anelektrotonus geradezu umkehrt. Er stellt den Satz auf[2]), daß das Maximum der Erregung durch starke Reize an der Anode hervorgerufen wird.

Diesem Satz widersprach Hermann[3]) auf das entschiedenste. Zwar sieht auch er maximale Erregungen im Anelektrotonus nicht geschwächt, im Katelektrotonus nicht verstärkt, aber das umgekehrte Verhalten konnte er nicht beobachten. Die tatsächlichen Funde desselben ergänzte er im übrigen dahin, daß der polarisierende Strom selbst eine positive Schwankung durchmachte. Er untersuchte die Verhältnisse auch mit dem Rheotom und er fand, wenn die Erregung auf Seite der Kathode geschah, die erste Phase geschwächt, wenn sie auf Seite der Anode geschah, verstärkt. Wegen des komplizierten Arrangements bei Hermann muß auf die einschlägigen Stellen im Original verwiesen werden.

Im allgemeinen bildete sich Hermann die Vorstellung, die er selbst als Dekrementsatz, Boruttau als In- und Dekrementsatz bezeichnet. Wenn es sich nun einerseits um schwache polarisierende Ströme handelt, andererseits um nicht gerade minimale Erregungen, scheint dieser Satz in der Tat ein gutes Bild der tatsächlich abzuleitenden Ströme zu geben. Mit Hilfe dieses Satzes erschien es Hermann möglich, die Eckhard-Pflügersche Erregbarkeitsänderung zum Teil wenigstens als scheinbare zu deuten, indem die

---

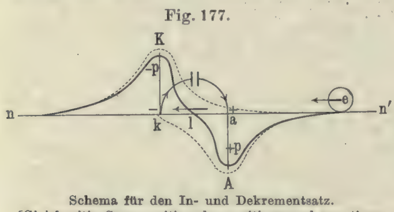
[1]) du Bois-Reymonds Arch. 1866, S. 596. — [2]) J. Bernstein, Über den Elektrotonus und die innere Mechanik des Nerven, Pflügers Arch. 8, 45, 1874; vgl. S. 498. — [3]) Hermann, Pflügers Arch. 8, 258, 1874; 6, 560, 1872; 7, 349, 1873 u. 10, 215, 1875.

zunächst in unveränderter Stärke entstehende Erregungswelle erst nachträglich bei weiterem Ablauf größer oder kleiner wird. Hermann stellt sich vor, daß eine Negativitätswelle beim Passieren polarisierter Stellen einen Zuwachs erleidet, wenn diese Stellen weniger kathodisch sind, und eine Abnahme, wenn sie weniger anodisch werden, und zwar so, daß eine solche Welle, wenn sie schließlich wieder auf einem Orte gleicher Polarisation ankommt, auch wieder dieselbe Negativität (denselben Potentialsprung zwischen Kern und Faser im Sinne der Kernleitertheorie) darbietet. Er hat in seinem Handbuche eine instruktive Zeichnung (Fig. 177) für dieses Verhalten gegeben.

Die Linie *nKlAn*, die der Kurve der kathodischen und anodischen Polarisation entsprechen soll, stellt gleichzeitig einen Längsschnitt durch eine ebenso gekrümmte Zylinderfläche dar.

e bedeutet eine Kugel, der im Sinne des Pfeiles eine gewisse Geschwindigkeit erteilt ist und die über die Fläche, welche die Polarisation des Nerven darstellen soll, dahinrollt. Die Geschwindigkeit der Kugel bzw. die lebendige Kraft soll das Maß der Negativität (der Erregungen) sein. — Die anodische Polarisation ist nach unten gezeichnet, da so unter dem Einflusse der Schwerkraft die Kugel sich rascher bewegt. Nun ist ja vollkommen klar, daß, sofern zunächst bei *K* keine zu große Polarisation gegeben ist und man von der Reibung absieht, die Kugel bei *n* wieder mit derselben lebendigen Kraft ankommen wird, die sie bei *n'* hatte. Ist aber *K* zu steil, so erreicht die Kugel den Gipfel nicht — ihre Geschwindigkeit wird schon vorher Null. — Das Schema erklärt sehr gut die Erhöhung der Erregbarkeit beim absteigenden Katelektrotonus, die Verminderung beim absteigenden Anelektrotonus, unter der Voraussetzung, daß die ursprünglich ausgelöste Erregung selbst ihren Wert infolge der Polarisation gar nicht ändert. Sie erklärt also die Tatsachen ohne Annahme einer lokalen Erregbarkeitsänderung der Stelle. — Sie erklärt auch sehr gut das Scheitern an der Kathode *K*. Um auch ein Scheitern an der Anode zu ersehen, muß man annehmen, daß die lebendige Kraft der Kugel ein gewisses Maximum nicht überschreiten kann. Sie kann dann eventuell von *A* aus nicht mehr auf die horizontale Höhe hinaufkommen — die Erregung wird vorher Null.

Fig. 177.



Schema für den In- und Dekrementsatz.
[Gleichzeitig Superposition der positiven und negativen Polarisationskurve (nach Hermann)].

Später hat Hermann seine Ansicht durch ausgedehnte Versuche mit dem Rheotom zu stützen versucht. Zur Erklärung aller Erscheinungen war es aber notwendig, die fernere Annahme zu machen, daß die Erregung im allgemeinen die Polarisierbarkeit herabsetzt.

Außer Hermann [1]) hat später auch Boruttau [2]) mit dem Rheotom und namentlich Gotch und Burch [3]) mit dem Capillarelektrometer den

---

[1]) Hermann, Pflügers Arch. **24**, 258, 1881. — [2]) Boruttau, Ebenda **63**, 158, 1896; **66**, 300, 1897. — [3]) Gotch u. Burch, Proc. Roy. Soc. **63**, 305, 1898.

Einfluß der elektrotonischen Zustandsänderung auf den Aktionsstrom verfolgt. Ich beschränke mich darauf, zu konstatieren, daß die beobachteten Erscheinungen in derselben Weise wie bei Hermann erklärt werden können.

Nun haben wir aber schon an früherer Stelle gesehen, daß Polarisation und Widerstandsänderung an sogenannten semipermeablen Membranen im allgemeinen Hand in Hand miteinander gehen, und es ist daher auch wohl eine Änderung des Widerstandes durch die Erregung anzunehmen.

F. Andere Versuche zur Erklärung der Erregbarkeitsänderung im Katelektrotonus.

Grünhagen[1]), der die positive Schwankung des polarisierenden Stromes zuerst gesehen hatte, faßte diese Erscheinung lediglich als eine solche Widerstandsänderung auf. Da Grünhagen in seinen Versuchen eine strenge (?) Proportionalität zwischen der positiven Schwankung des polarisierenden Stromes und seiner Stärke gesehen haben will (von Hermann widersprochen), so sah er darin eine erhebliche Stütze für seine Lehre.

Hermann[2]) glaubte diese Widerstandsänderung auch noch durch den folgenden Versuch streng widerlegt zu haben.

Er durchströmte 12 nebeneinandergelegte Nerven möglichst quer, wobei die Nerven einschließlich unpolarisierbarer Elektroden einen Teil einer Wheatstoneschen Brückenkombination bildeten. — Er erhielt nun, allerdings bei sehr schwachen polarisierenden Strömen, nur eine ganz minimale Widerstandsabnahme, 0,14 Proz., bezogen auf den Nervenwiderstand, während bei den entsprechenden Längsdurchströmungen die scheinbare Abnahme mindestens 7 Proz. betrug. Die geringe Änderung bezieht Hermann auf nicht auszuschließende Längskomponenten. Auch aus späteren Versuchen[3]) schließt er, daß eine Änderung des Widerstandes im Nerven durch Erregung nicht stattfindet. Immerhin ist zu bemerken, daß sich gegen die Beweiskraft der Hermannschen Versuche Einwände vorbringen lassen.

Auf Widerstandsänderungen hat Munk[4]) bis zu einem gewissen Grade das Phänomen der Erhöhung und Herabsetzung der Erregbarkeit im Kat- und Anelektrotonus zum Teil zurückzuführen gesucht. Der Strom übt ganz allgemein an porösen Gebilden kataphorische Wirkungen aus, und solche kataphorische Wirkungen sind auch im Nerven, namentlich wenn man an seinem anhomogenen Charakter festhält, unzweifelhaft vorhanden. Es könnte nun sein, daß diese Widerstandsänderungen bewirken, daß die Reizströme ihre Intensität ändern. — Munk hat sich das seinerzeit wohl ziemlich grob vorgestellt, indem er annahm, die ganze anelektrotonische Strecke habe einen größeren, die ganze katelektrotonische einen geringeren Widerstand. Man hat gegen diese Auffassung eingewendet, daß die die Erregbarkeit erhöhende Wirkung des Katelektrotonus bei so schwachen Strömen bereits eintrete (Wundt), daß man von einer kataphorischen

[1]) A. Grünhagen, Elektromotorische Wirkungen lebender Gewebe, S. 111. Berlin 1873. — [2]) L. Hermann, Der Querwiderstand des Nerven während der Erregung, Pflügers Arch. **12**, 151, 1876. — [3]) Derselbe, Pflügers Arch. **24**, 246, 1881. — [4]) Munk, du Bois' Arch. 1866, S. 379.

Wirkung nicht wohl reden könne. Es muß zugegeben werden, daß dieser Einwand Wundts[1]) insofern berechtigt ist, als der Wassergehalt oder, richtiger gesagt, der Ionengehalt des ganzen Nerven in der Tat dadurch nicht merklich geändert wird. Ob aber nicht in den Grenzschichten, in den sogenannten semipermeablen Membranen, hier schon eine erhebliche Widerstandsänderung gegeben wird, die keineswegs ihrer Größe nach der etwa galvanometrisch beobachtbaren Polarisation parallel zu gehen braucht, ist eine ganz andere Frage, und in diesem Sinne verlohnt es sich vielleicht, den Munkschen Gedanken, wenn auch mit merklich veränderter Fragestellung, nochmals nachzugehen.

Rein physikalisch versuchte Werigo[2]) die Erregbarkeitsänderung im Bereiche des Katelektrotonus und des Anelektrotonus zu erklären. Die anodischen Stellen sind nicht nur die anodisch polarisierten, sondern auch lauter Stellen, in welchen Stromeintritte im absoluten Sinne in den Kern erfolgen, während die kathodisch polarisierten auch solche sind, in welche Stromaustritte aus dem Kern stattfinden. Nun wird ein Minimalreiz durch solche Eintrittsstellen des Stromes offensichtlich beeinträchtigt werden können, wenn man sich, ähnlich wie Werigo, auf den Standpunkt stellt, daß im absoluten Sinne kathodische Stromfäden zur Reizung des Kernes erforderlich sind. Es wäre also die anelektrotonische Herabsetzung erklärt. Wenn man andererseits annimmt, daß dieselben kathodischen Stromfäden bei ihrer Entstehung bzw. ihrer ersten Einwirkung stärker reizen, wenn sie auf bestehende superponiert werden, so würde Katelektrotonus die Wirksamkeit unterstützen.

Der Werigosche Versuch verdient sicher mehr Beachtung, als er tatsächlich gefunden; nur ist es sehr schwer möglich, sich einstweilen über die quantitativen Beziehungen Klarheit zu verschaffen, und erscheint auf den ersten Blick das rein physikalische Plus oder Minus, welches anodische Stromfäden bei einem Induktionsschlag hervorzubringen vermöchte, viel zu klein, um die erheblichen Unterschiede in den Größen der Effekte begreiflich zu machen, so daß die Annahme einer spezifischen geänderten Anspruchsfähigkeit im An- und Katelektrotonus mehr für sich zu haben scheint als alle diese erwähnten Versuche der mehr oder minder rein physikalischen Deutung.

Die Frage, ob Stromschwankungen, die sich auf andere Ströme superponieren, stärker reizen, als wenn sie das nicht tun, hat schon du Bois-Reymond[3]) beschäftigt. Eine eingehende Untersuchung rührt von Hermann[4]) her. Er erklärt sie umgekehrt mit Hilfe der Erregbarkeitsänderung bzw. seines Inkrementsatzes (vgl. S. 960).

Einen Punkt aber möchte ich im Anschluß an die Werigosche Ansicht hervorheben. — Es wird heute im allgemeinen viel zu sehr als selbstverständlich betrachtet, daß die kathodische und anodische „Polarisation"

[1]) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren, S. 257. — [2]) Abseits von dieser rein physikalischen Wirkung nimmt dann Werigo zur Erklärung der Kathodendepression an, daß der Katelektrotonus an sich eine im Verlaufe der Polarisation stets progressierende Erregbarkeitsabnahme hervorrufe. — [3]) du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität **1**, 293. — [4]) Hermann, Pflügers Arch. **30**, 1 bis 16, 1883; man vgl. Grützner, Ebenda **28**, 137, 1882; dort auch die ältere Literatur. Man sehe auch die Ansicht Pflügers über die totale Reizung der intrapolaren Strecke und Ficks Widerspruch (vgl. S. 972).

als solche es sei, die die Erregbarkeitsänderungen bedinge (wenn dabei auch die Vorstellung der säulenartigen Polarisation bei den meisten Autoren dem Begriffe der Kernpolarisation gewichen ist). Daß das nicht notwendig der Fall ist, folgt eben daraus, daß die anodischen und kathodischen Stellen auch der Sitz einer Grenzschichtdurchströmung zwischen Kern und Hülle sind. Da diese Durchströmung, die, wie wir früher gesehen haben, dadurch bedingt ist, daß der Nerv unter keinen Umständen auch nicht annähernd als Kernleiter ohne Depolarisation gelten kann, notwendig an allen kathodischen und anodischen Stellen vorhanden ist, so könnte sie sehr wohl die indirekte oder direkte Ursache der Erregbarkeitsänderungen sein, ohne daß der Parallelismus zwischen Erregbarkeitsänderungen im Elektrotonus und galvanischen Änderungen dadurch im großen und ganzen gestört zu sein braucht. Dem Satz: „Jede kathodisch polarisierte Nervenstrecke entspricht erhöhter, jede anodisch polarisierte verminderter Erregbarkeit“, kann man vorläufig mit gleichem Rechte den anderen an die Seite stellen: „Jede Stelle des Kernes, an der (dauernd) Stromfäden austreten, besitzt erhöhte, jede, an der solche eintreten, verminderte Erregbarkeit.“ Die Bedeutung einer solchen Modifikation des Satzes erkennt man aus folgender Eventualität: Es könnte z. B. der Fall sein, daß diejenigen Veränderungen, die ihrerseits die Erregbarkeitsänderungen des Nerven bedingen, elektromotorisch gar nicht erkennbar sind, und es wäre so die Möglichkeit gegeben, Diskrepanzen zwischen dem galvanischen Elektrotonus und dem durch die Änderung der Erregbarkeit sich verratenden begreiflich zu machen.

Wie wir bei der Besprechung der Polarisation gesehen haben, beruht dieselbe wahrscheinlich auf Konzentrationsänderung von Elektrolyten an der Grenzfläche verschiedener Lösungsmittel. Auf Grund solcher Konzentrationsänderungen hat Jacques Loeb[1]) — er hat vornehmlich an Magnesium- und Calciumsalze (Ionen) gedacht — eine Erklärung der Erregbarkeitsänderung im An- und Katelektrotonus gegeben. Der Grundgedanke ist jedenfalls sehr beachtenswert, wie immer man auch über die speziellen Annahmen Loebs und die zur Stütze derselben angestellten Versuche denken mag.

G. Zeitliche Etablierung des Anelektrotonus.

Aus einer Reihe von Beobachtungen hatte Pflüger geschlossen, daß bei schwachen Strömen die Erregbarkeit nur eine Funktion des Ortes sein könne, da es bei schwachen polarisierenden Strömen für den Endeffekt gleichgültig war, ob die ausgelöste Erregung noch anodisch polarisiertes Gebiet zu durchlaufen hatte. Der Inkrement- und Dekrementsatz würde dasselbe erklären, aber bei starken Strömen scheint auch die bereits ausgelöste Erregung, sei es nun, daß sie primär verstärkt oder geschwächt ausgelöst wird, noch nachträgliche Veränderungen zu erleiden.

Grünhagen hat zuerst folgendes Experiment angestellt:

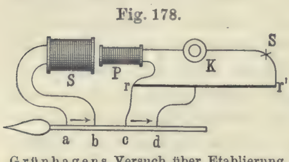
Man zweigt von dem Stromkreis eines primären Induktoriums mittels eines Rheochords einen Strom ab, den man oberhalb der Reizstelle der sekun-

---

[1]) Loeb, University California Publication 3, 9, 1905; Pflügers Arch. 116, 193, 1907.

dären Spirale dem Nerven in aufsteigender Richtung zuleitet. Sucht man nun denjenigen Rollenabstand, der gerade hinreicht, die erste Muskelzuckung auszulösen, ohne polarisierenden Strom, und schließt jetzt den Stromkreis mit polarisierendem Stromzweig, so erhält man Vernichtung der Wirkung. — Grünhagen schloß aus diesem Versuche, daß der Anelektrotonus sofort mit dem Schließen des Stromes seine Wirkung entfaltet. — Schon vorher waren Versuche gemacht worden, die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Anelektrotonus auf Grund seiner hemmenden Wirkungen festzustellen. Der älteste Versuch dieser Art rührt von Pflüger her. Da die vom Autor gegebene Deutung im Lichte der Kernleitertheorie nicht mehr haltbar ist, so möge er hier etwas ausführlicher besprochen werden [1]). — Pflüger leitet dem oberen Teile eines Nervenmuskelpräparates einen aufsteigenden Strom zu. Vom unteren Teile leitete er so mittels Platindrähte zu einem zweiten Nerven ab, daß der entstehende elektrotonische Strom den zweiten Nerven ebenfalls aufsteigend durchfloß. Nur der Muskel des zweiten Nerven zuckte beim Schließen des aufsteigenden Stromes. Pflüger schließt, daß, da derselbe Strom, der den zweiten Nerven zum Zucken bringt, auch den ersten durchströmte, auch dieser hätte zucken müssen, wenn nicht bereits die herabgesetzte Erregbarkeit bis zu dieser unteren Ableitungsstelle gleichzeitig mit der Polarisation vorgerückt wäre. Pflüger hat bei diesem Versuche vollständig übersehen (und konnte es beim damaligen Standpunkte des Wissens nicht sehen), daß dieser vom Elektrotonus herrührende Strom im ersten Nerven überhaupt keine wahre Kathode im Bereiche der Ableitungsstelle besitzt.

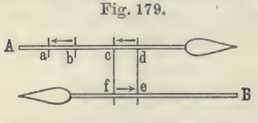
Fig. 178.



Grünhagens Versuch über Etablierung des Anelektrotonus.

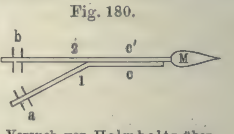
Bei folgender von Hermann zu dem Pflügerschen Versuche gegebenen Fig. 179 liegt die scheinbare Kathode des Nerven bei c, in Wirklichkeit

Fig. 179.



Schema zu Pflügers Versuch über Etablierung des Elektrotonus. [Hermann, Handbuch 2 (1), 163.]

Fig. 180.



Versuch von Helmholtz über Etablierung des Elektrotonus. [Hermann, Handbuch 2 (1), 162.]

liegt sie aber bei a, indem in dem ganzen Bereiche zwischen c und d in die Kerne nur Stromzweige eintreten und keine aus denselben austreten. Der Versuch beweist also schon aus diesem Grunde nicht das, was Pflüger wollte. Ein vielfach zitierter Versuch von Helmholtz beweist ebenfalls nichts für die Fortpflanzung des Elektrotonus im Nerven. Helmholtz legte einen Nerven so an ein Nervmuskelpräparat, wie die Fig. 180 zeigt, und er reizte mit konstantem absteigenden Strom einmal bei b und einmal bei a, vermutlich gleich stark, und daraus wäre zu schließen, daß der

[1]) Vgl. Hermann u. Tschitschkin, Pflügers Arch. 78, 53, 1899.

Elektrotonus sich mit gleicher Geschwindigkeit fortgepflanzt hätte von a nach c, wie die Erregung von b nach c'. Vielleicht handelt es sich hier aber gar nicht um Reizung mit Hilfe des Elektrotonus, sondern um solche mit Hilfe der Aktionsströme. Wenigstens erscheint das auf Grund der Hering-Uexküllschen Versuche (S. 880) durchaus möglich.

Gegen den Grünhagenschen Versuch hat Tschierjew [1]) einen durch Hermann [2]) erledigten Einwand erhoben, auf den es nicht verlohnt, hier näher einzugehen. Hermann selbst betonte aber, daß der Schließungsinduktionsstrom zu seiner Entwickelung merkliche Zeit braucht, und er ließ daher zunächst durch Baranowski und Garré [3]) mit Hilfe der Helmholtzschen Wippe den Versuch in der Art wiederholen, daß er den polarisierenden Strom durch den Schließungskontakt desselben schloß und durch den Öffnungkontakt einen getrennten Öffnungsinduktionsschlag in den Nerven sandte. Er fand so, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Anelektrotonus größer sei als 165 m in der Sekunde. Ähnliche Resultate erhielten die beiden genannten Schüler Hermanns bei Versuchen mit dem Fallrheotom desselben.

Später wurden noch durch Hermann und Weiß [4]) und zuletzt durch Weiß und Gildemeister [5]) mit dem Helmholtz-Pendel derartige Versuche angestellt, stets mit demselben Ergebnis, daß die die Erregbarkeit herabsetzende Wirkung des Anelektrotonus schon im Moment des polarisierenden Stromes auch an ferneren Stellen wirksam wird. Auch die ursprüngliche Grünhagensche Anordnung befreite Hermann von dem durch ihn selbst gegen dieselbe erhobenen Einwand. Soweit bei diesen und anderen Arbeiten auch die rein elektrischen Erscheinungen des Elektrotonus ins Auge gefaßt wurden, haben wir die Resultate schon bei früherer Gelegenheit besprochen, und es erübrigt hier nur noch, zwei Abhandlungen zu erwähnen, die mit Hilfe der Erregbarkeitsprüfungen zu der Annahme einer Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Elektrotonus kamen.

Tschierjew (vgl. S. 925) hat auch durch Prüfung der Erregbarkeit eine endliche Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu erweisen gesucht. Seine Versuchsanordnung wurde aber von Hermann einer sehr starken und abfälligen Kritik unterzogen, und die Experimente Tschierjews beweisen in diesem Punkte jedenfalls nicht das, was der Autor wollte. — Asher [6]) hat mit einer Vorrichtung, die er als Rheotomeinrichtung am Federmyographion bezeichnet, einen aufsteigenden polarisierenden Strom dicht am Eintritt des Gastrocnemius auf den *Nervus ischiadicus* einwirken lassen und kurze Zeit später, wie er meinte, die intramuskulären Nervenendigungen durch einen Induktionsschlag gereizt (Einwand dagegen siehe bei Hermann). Er fand bei seinen Versuchen, daß der polarisierende Strom mindestens 0,0007 Sekunden vor dem reizenden Strom geschlossen sein muß, um die Erregung zu unterdrücken, und er schloß daraus, daß der Anelektrotonus dieselbe Ausbreitungsgeschwindigkeit hat wie die Erregung.

---

[1]) Tschierjew, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879, S. 541. — [2]) L. Hermann, l. c. — [3]) v. Baranowski u. Garré, Pflügers Arch. **21**, 446 bis 461, 1880. — [4]) Hermann u. Weiß, Über die Entwickelung des Elektrotonus, Pflügers Arch. **71**, 237 bis 295, 1898. — [5]) M. Gildemeister u. O. Weiß, Über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Elektrotonus, Pflügers Arch. **94**, 509 bis 532, 1903. — [6]) Asher, Zeitschr. f. Biol. **32**, 473 bis 500, 1895.

Gegen diese Resultate hat Hermann unter anderem den Einwand erhoben, daß die intramuskuläre Nervenstrecke in dem Asherschen Falle zu lang gewesen sei, als daß ihre Enden in so kurzer Zeit in wirksamen Anelektrotonus versetzt werden könnten. Auch hielt er die Rheotomeinrichtung des Federmyographions nicht für zuverlässig genug. (Weitere Einzelheiten sehe man im Original.) Bei allen diesen Untersuchungen spielt ein zuerst von Tschierjew ausgesprochener Gedanke eine wesentliche Rolle, der wegen seiner theoretischen Bedeutung notwendig besprochen werden muß. Gelingt es, durch Anelektrotonus nachträglich die Erregung abzufangen bzw. sie zu überholen? — Kann z. B. ein nach Öffnen des Reizkontaktes geschlossener aufsteigender polarisierender Strom auch die schon ausgelöste und die Reizstelle bereits verlassen habende Erregungswelle unterdrücken? Weiß und Gildemeister bejahen diese Frage, für die auch schon Baranowski und Garré sprachen. Doch ist dabei zu beachten, daß nicht nur, wie Weiß und Gildemeister fanden, der Öffnungsinduktionsschlag eine gewisse kleine Zeit braucht, um wirksam zu werden, sondern daß auch das Maximum der Erregung an der Reizstelle selbst erst nach einer gewissen weiteren Zeit erreicht wird. Nehme ich schätzungsweise 0,001 Sekunde an, und nimmt man an, daß sie unter Umständen noch etwas größer sein kann, so scheint mir aus den Versuchen die Tatsache dieses Überholens noch nicht völlig gesichert, und auch natürlich nicht, daß die Ausbreitung des Elektrotonus, soweit sie sich in Veränderungen der Erregbarkeit zu äußern vermag, unendlich groß ist, wenn auch nach meiner Ansicht die galvanischen Erscheinungen diese Vermutung durchaus rechtfertigen. Dabei ist allerdings unendliche Ausbreitungsgeschwindigkeit stets einigermaßen *cum grano salis* zu verstehen, denn größer als die Ausbreitung elektrischer Wellen überhaupt kann füglich auch die des Elektrotonus nicht sein.

Einen Punkt in der Lehre von der Erregbarkeitsänderung möchte ich noch besonders hervorheben: bei allen den vorhin erwähnten Versuchen handelt es sich nur um Unterdrückung der Minimalerregung. Ein hinreichend starker Reiz kann durch extrapolaren Anelektrotonus überhaupt nicht unterdrückt werden; ja es ist, wie wir sehen, fraglich, ob er in seiner Intensität verändert werden kann. Und hierdurch unterscheidet sich die Herabsetzung an der Anode sehr wesentlich von der Herabsetzung an der Kathode infolge der depressiven Kathodenwirkung.

An der Kathode kann — auch extrapolar — die stärkste Reizung unwirksam werden, die kräftigste Erregungswelle jedenfalls scheitern.

H. Wirkungen des Querschnittes und von Bestandströmen auf die Erregbarkeitsänderung.

In seinem Buche „Physiologie des Elektrotonus“ hatte Pflüger[1]) angenommen, daß ein lawinenartiges Anschwellen der Erregung im Nerven gegeben sei. Er sagt (S. 141): „Ein und derselbe Reiz, welcher nacheinander zwei verschiedene Stellen der Nerven trifft, erregt den Muskel nicht auf gleiche Weise, sondern diejenige Reizung wirkt heftiger, welche die vom

[1]) Man vgl. auch Budge, Frorieps Tagesberichte Nr. 445, S. 329; Nr. 905, S. 348, 1852; Arch. f. pathol. Anat. **18**, 457, 1860.

Muskel entferntere Stelle angreift." — Heidenhain[1]) legte dar, daß der Anschein der wesentlich höheren Erregbarkeit am oberen Ende des Nerven von der Nähe des frisch angelegten Querschnittes herrührt, und daß man dem unteren Teile des Nerven sofort dieselbe hohe Erregbarkeit geben kann, die vordem der obere hatte, wenn man unten einen frischen Querschnitt anbringt. Hermann hat, ausgehend von der Kernleitertheorie, diese erhöhende Erregbarkeit auf den Katelektrotonus durch den Demarkationsstrom bezogen. In der Tat ist es ganz gleichgültig, ob man den Hauptpotentialsprung im Sinne der Membrantheorie an die Grenze zwischen Hülle und Kern verlegt, oder ob man diesen sich am Querschnitt denkt — stets wird der entstehende Strom sich so ausgleichen müssen, daß aus dem Kern Stromfäden austreten, um so stärkere, je näher am Querschnitt sich die Stelle befindet. — Werigo hat seine Erfahrungen über depressive Kathodenwirkung, indem er im allgemeinen den Hermannschen Standpunkt acceptierte, hier noch weiter zu verwerten gesucht, und nach ihm finden gewisse Untersuchungen Grützners über den Unterschied bei der Öffnungszuckung aufsteigender und absteigender Ströme in der Nähe des Querschnittes eine spezielle Erklärung in der depressiven Kathodenwirkung, die auch dieser Querschnittsstrom bewirken soll.

Grützner[2]) fand nämlich, daß absteigende Ströme einige Zeit nach Anlegung des Querschnittes wesentlich wirksamer sind als aufsteigende. Über die von ihm beobachtete „Lücke" in den letzteren siehe später. — Im ersten Moment nach der Querschnittsanlegung ist aber der Nerv für Ströme beliebiger Richtung nach Grützner gleich gut, aber jedenfalls stärker erregbar als vorher. Diese anfänglich von der Stromrichtung unabhängige, besonders ausgeprägte Erregbarkeitserhöhung war Grützner geneigt der mechanischen Erschütterung bei Anlegung des Querschnittes am Nerven zuzuschreiben. — Nach Werigo verhält sich die Sache einfach so, daß unmittelbar (erste Sekunde) nach Anlegung des Querschnittes alle Teile in der Nähe im Katelektrotonus sich befinden, die depressive Kathodenwirkung sich aber noch nicht entwickelt hat. Da dieser Katelektrotonus um so stärker sein muß, je näher am Querschnitt der Nerv gereizt wird — bei den hier in Frage kommenden Reizströmen die Wirkung aber ausschließlich an der Kathode erfolgt (siehe folgenden Abschnitt) —, so findet Werigo in Übereinstimmung mit der Theorie unmittelbar nach Anlegung des Querschnittes aufsteigende Ströme wirkungsvoller und erst nach einiger Zeit bei entwickelter depressiver Kathodenwirkung des Ruhestromes die Reizbarkeit für absteigende Ströme erhöht. Ähnliche Veränderungen der Erregbarkeit, wie sie ein voller Querschnitt darbietet, kommen nun aber auch bei irgend welchen Ruheströmen zustande, was namentlich von Grützner (l. c.) klargelegt wurde. Es hat sich herausgestellt, daß solche elektromotorische Differenzen vollkommen genügen, alle von verschiedenen Autoren gefundenen Erregbarkeitsdifferenzen im Verlaufe einzelner Nerven befriedigend zu erklären. — Schon vor Pflüger[3]) hatte Budge[4]) ausgezeichnete Punkte am Nerven gemerkt. Pflüger selbst fand die Gegend der Abgangsstelle der Oberschenkeläste besonders wenig erregbar.

[1]) Heidenhain, Studien des Physiol. Inst. zu Breslau I, S. 1 f. Leipzig 1861. — [2]) Pflügers Arch. 28, 130, 1882. — [3]) Vgl. Pflüger, Elektrotonus, S. 151. — [4]) J. Budge, Über verschiedene Reizbarkeit eines und desselben Nerven und über den Wert des Pflügerschen Elektrotonus, Virchows Arch. 18, 457, 1860.

Hermann[1]) und von Fleischl[2]) fanden Unterschiede an verschiedenen Stellen des Nerven für auf- und absteigende Ströme. Clara Halperson[3]) und Efron[4]), die Schüler Grützners, machten ähnliche Beobachtungen. Dazwischen stellte Mareš[5]) sich wieder auf den Pflügerschen Standpunkt des lawinenartigen Anschwellens. Beck[6]) fand umgekehrt den *Nervus phrenicus* um so reizbarer, je näher am Erfolgsorgan der Reiz appliziert wurde. — Alle diese Angaben dürften aber durch die Untersuchungen von Weiß[7]), J. Munk und P. Schultz[8]) genügend aufgeklärt sein. Wie J. Munk und P. Schultz für den *Nervus phrenicus*, also entgegen den Angaben Becks — Weiß für den Ischiadicus des Frosches, am Vagus von jungen Hunden und Kaninchen und am *Nervus phrenicus* des Hundes zeigen konnte, hat ein völlig stromloser Nerv, der überall gleichen Querschnitt darbietet, überall dieselbe Erregbarkeit demselben Induktionsschlag gegenüber. Ja Weiß glaubte, dasselbe auch für die verschieden dicken Teile des Ischiadicus vom Frosch erwiesen zu haben. Dabei muß Nachdruck darauf gelegt werden, daß die Ströme durchschnittener Äste einen viel geringeren Einfluß haben, als man früher meinte, daß es also eine Schädigung der zu dem betreffenden Muskel selbst hinziehenden Fasern ist, um die es sich vornehmlich handelt. Hierzu genügt eine geringe Dehnung, Trocknung u. dgl., so daß es, streng genommen, überhaupt unmöglich erscheint, an einem präparierten Nerven wirklich absolute Gleichartigkeit zu finden. Vor dem Irrtum, den von Fleischl[9]) einmal beging, muß man sich natürlich hüten, daß eine äußere angebrachte Kompensation die Wirkung dieser inneren Ströme paralysieren kann, indem — wie schon wiederholt hervorgehoben — ein Nerv, dessen Ruhestrom nach außen kompensiert ist, sich wie ein nicht abgeleiteter verhält.

J. Anhang zu den Erregbarkeitsänderungen.

Änderung der Färbbarkeit des Nerven nach Stromdurchleitung.

Die charakteristischen Änderungen der Erregbarkeit bei mäßigen Strömen glaubte Bethe[10]) durch einen Versuch färberisch nachweisen zu können. — Wenn er nämlich einen Nerven längere Zeit durchströmte und in situ fixierte, so zeigte sich an der Kathode eine erhöhte primäre Färbbarkeit der Fibrillen mit Toluidinblau und an der Anode eine entsprechend herabgesetzte Färbbarkeit. Die Fig. 181 gibt eine ungefähre Vorstellung von dem, was man nach Bethe sieht. Dieses Polarisationsbild würde dem an die Seite zu setzen sein, was Munk in bezug auf Änderung des Wassergehaltes, des elektrischen Widerstandes und der Gestalt des Nerven in der Nähe der Ein- und Aus-

---

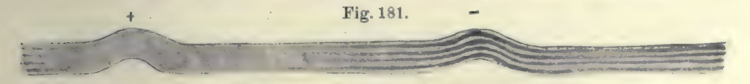
[1]) Hermann, Pflügers Arch. **8**, 258, 1874; **16**, 262, 1878. — [2]) Fleischl, Gesammelte Abhandlungen 1875, S. 235; 1882, S. 354. — [3]) Clara Halperson, Beiträge zur elektrischen Erregbarkeit der Nervenfasern, Dissertation. Bern 1884. — [4]) J. Efron, Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie, Pflügers Arch. **36**, 467, 1885. — [5]) F. Mareš, Différences physiologiques etc., Bull. intern. de l'acad. des sciences de Prague 1894. — [6]) Beck, Die Erregbarkeit verschiedener Stellen desselben Nerven, du Bois-Reymonds Arch. 1897, S. 415. — [7]) Weiß, Pflügers Arch. **72**, 15, 1898; **75**, 265, 1899. — [8]) Munk u. Schultz, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1898, S. 297. — [9]) Fleischl, Gesammelte Abhandlungen, S. 340 f. — [10]) Bethe, Allgem. Anat. u. Physiol. des Nervensystems, S. 276 f., Leipzig 1903.

trittsstelle des Stromes früher festgestellt hat. Wegen der sehr komplizierten Deutung der Erscheinung muß auf das Bethesche Original verwiesen werden. Bei einer gelegentlichen Nachuntersuchung, die ich gemeinsam mit Ludwig Neumayer anstellte, fielen mir einige Tatsachen auf, die geeignet sind, davor zu warnen, diesen „Polarisationsbildern" zu große Bedeutung beizulegen.

Färbungsdifferenzen lassen sich auch, wenn man hinreichend starke Ströme verwendet, bei Nerven erzielen, die so lange mit Fluornatrium, ja selbst mit Formalinlösung behandelt worden sind, daß von einer Aktionsstromwelle bei ihnen wenigstens nicht mehr gesprochen werden kann. Es handelt sich dabei um Nerven, die im gewöhnlichen Sinne „tot" sind — wobei ich allerdings nicht verkennen will, daß sich darüber streiten läßt.

Auch das indifferente Zwischengewebe zeigt Änderungen der Färbbarkeit. Ich bin daher eher geneigt zu vermuten, daß die beobachteten Differenzen mit den bekannten extrapolaren Änderungen der Erregbarkeit im Katelektrotonus usw. nichts gemein haben. Vielleicht hängen sie mit minimalen Änderungen der Reaktion im Sinne von Sauer- oder Alkalischwerden zusammen, oder mit irgend welchen Konzentrationsänderungen, für deren Vorkommen die Theorie der Polarisation an semipermeablen Membranen

Fig. 181.



hinreichend Raum gibt, und vielleicht auch mit kataphorischen Erscheinungen. Hierin kann auch der Umstand, daß partielle Ätherisierung einer Nervenstrecke die charakteristische Poländerung nach Bethe an der Grenze zwischen ätherisierter und nichtätherisierter Strecke erzeugt, wenig ändern, wenn man bedenkt, wie ungeheuer empfindlich die Gewebe in bezug auf ihr Färbungsvermögen auch bei scheinbar geringfügigen Änderungen in der Methode manchmal gefunden werden. Die Behauptung Bethes, daß es ihm gelungen sei, auch durch bloße Reizung die nicht direkt von der Reizung getroffene Strecke färberisch zu verändern, erscheint mir am wenigsten gesichert.

Neuerdings haben Seemann[1]) und Bethe[2]) die Erscheinungen noch weiter verfolgt. Seemann beobachtete dabei an dem Achsenzylinder Färbungsdifferenzen im umgekehrten Sinne wie Bethe. Dieser letztere Umstand ist nach Seemann indessen vielleicht eine individuelle Eigentümlichkeit der verwandten Nerven. Nach demselben Autor ist jedenfalls das Elektrodenmaterial von der größten Bedeutung für das Zustandekommen der Färbungsdifferenzen, was Bethe teilweise bestätigt. Ob es sich dabei um spezielle, in dem gewöhnlich angewandten Ton vorhandene Ionen oder Kolloide handelt, die mit dem Strom in den Nerven eindringen, oder ob es auf einem anderen Umstand beruht, ist eine noch in Diskussion stehende Frage. Wir haben bei unseren oben erwähnten Nachprüfungen uns in Kochsalz getränkter Holzschneiden bedient, die vielleicht für den Ablauf der kataphorischen Erscheinungen während der Durchströmung von Bedeutung sind. Jedenfalls bedarf die ganze Angelegenheit noch weiterer experimenteller und theoretischer Untersuchung.

---

[1]) Seemann, Zeitschr. f. Biol. 51, 310, 1908. — [2]) Bethe, Zeitschr. f. d. ges. Biochem. 6, Heft 9/10, 399, 1905; Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. Suppl.-Bd. 1908, S. 76; Zeitschr. f. Biol. 52, 146 f., 1908.

XIV. Das Zuckungsgesetz und seine Erklärung.

A. Formulierung des Zuckungsgesetzes.

Leitet man den mittleren Teilen des Ischiadicus eines frisch hergerichteten, gewöhnlichen Nervmuskelpräparates vom Frosch einen konstanten Strom zu, so ergibt sich eine gesetzmäßige Abhängigkeit von Stromrichtung und Stromstärke, die ihren Ausdruck in dem Pflügerschen[1]) Zuckungsgesetz findet.

Das Gesetz der Zuckung.

Stromstärke	Aufsteigender Strom	Absteigender Strom
Schwacher Strom	S. Zuckung O. Ruhe	S. Zuckung O. Ruhe
Mittelstarker Strom	S. Zuckung O. Zuckung	S. Zuckung O. Zuckung
Starker Strom	S. Ruhe O. Zuckung	S. Ruhe O. Schwache Zuckung (?)

Pflüger war nicht der erste, der ein solches Zuckungsgesetz aufzustellen versuchte. Pfaff, Ritter, Nobili und namentlich kurz vor ihm Heidenhain[2]) waren seine wichtigsten Vorläufer.

Die Pflügersche Formulierung wird aber heute nur noch sehr vereinzelt bezweifelt und ist daher wohl als der richtigste und einfachste Ausdruck der tatsächlichen Verhältnisse zu betrachten[3]).

Von abweichenden Beobachtungen[4]) erwähne ich zunächst die von Clara Halperson[5]), daß das der Schließung des aufsteigenden Stromes entsprechende dritte Stadium (Ruhe) an den unteren Teilen des Ischiadicus nicht erreichbar sein soll. (Herr Prof. v. Grützner, unter dessen Leitung die Arbeit gemacht wurde, teilte mir auf eine mündliche Anfrage hin mit, daß es wenigstens schwer sei, hier die Gültigkeit zu demonstrieren.)

Ein übermaximales Stadium des Zuckungsgesetzes hat Hermann[6]) gefunden. Danach sollen bei aufsteigenden Strömen sich die schon verschwundenen Zuckungen wieder einstellen, wenn man zu extrem starken Strömen übergeht. Hermann selbst ist aber schwankend in der Deutung

---

[1]) Pflüger, Elektrotonus, S. 454. — [2]) Heidenhain, Beitrag zur Kenntnis des Zuckungsgesetzes, Arch. f. physiol. Heilkunde, Neue Folge, 1, 443, 1857; wegen der übrigen Autoren siehe du Bois-Reymond, Untersuchungen 1, 391 f. — [3]) Über die Gültigkeit des Zuckungsgesetzes für die sensiblen Nerven vgl. Pflüger, Untersuchungen aus dem Physiologischen Laboratorium zu Bonn, S. 159, Berlin 1865; über die Erregbarkeitsänderung in sensiblen Nerven durch den elektrischen Strom vgl. Zurhelle, Ebenda, S. 80; Hällstén, du Bois-Reymonds Arch. 1880, S. 112; 1888, S. 163; über die Gültigkeit des Zuckungsgesetzes für die sekretorischen Fasern sehe man Biedermann, Pflügers Arch. 54, 242, 1893; für die Hemmungsfasern des Vagus Donders, Pflügers Arch. 5, 1, 1872. — [4]) Vgl. die Zusammenstellung bei Hermann, Handbuch 2, 1, 61, 1879. — [5]) Clara Halperson, Beitr. z. elektr. Erregbarkeit d. Nerven, Inaug.-Diss., Bern 1884. — [6]) Pflügers Arch. 31, 103 u. 104, 1883; vgl. Lhoták v. Lhota, V. Bulletin internat., p. 37, Prague 1898.

dieses Resultates und vermutet z. B. sekundäre Elektrodenstellen an der Nerveneintrittsstelle in den Muskeln. Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß eine geringfügige Schädigung des Nerven unterhalb der zum Muskel zu gelegenen Elektrode wohl auch geeignet ist, das Resultat zu erklären. Vielleicht findet hier auch Quererregung statt (vgl. S. 974).

B. Das polare Erregungsgesetz.

Zur Erklärung seines Zuckungsgesetzes stellte Pflüger[1]) den Satz auf, „daß der Nerv nur durch das Entstehen des Katelektrotonus und durch das Verschwinden des Anelektrotonus erregt werde". — Daß die Nervenerregung an den Polen stattfinde, ist schon vorher behauptet worden.

Sie findet sich schon bei du Bois-Reymond[2]) sowie in einer Abhandlung von Baierlacher[3]), die offenbar ohne Kenntnis der Pflügerschen Veröffentlichung geschrieben wurde. Auch finden sich in der älteren Literatur Andeutungen, daß die Wirkung eine polare sei und je nach dem Öffnen und Schließen verschieden ist. So z. B. betrachtete Most[4]) es als etwas Selbstverständliches, daß die positive Elektrizität bei ihrem Eindringen in den Körper andere Wirkungen entfalte wie die negative. Seine Vorstellung knüpft an die Theorie der beiden Fluida der Elektrizität an und war in der Form, wie sie vorgetragen wurde, allerdings nicht haltbar.

Es scheint ferner fast, als ob schon Ritter eine Ahnung von dem „polaren Erregungsgesetz" gehabt hätte. Ich kann mich wenigstens dieses Eindruckes nicht entschlagen bei der Lektüre namentlich seiner letzten nach seinem Tode veröffentlichten Abhandlung an der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, vorgelesen am 23. August 1809, „Elektrische Versuche an der Mimosa pudica L., in Parallele mit gleichen Versuchen an Fröschen". — In dieser Abhandlung bedient sich Ritter der Reibungselektrizität sowie der Rückstandsentladung Leidener Flaschen, also Kondensatorentladungen, sowohl bei Reizung der Mimosa pudica sowie gewöhnlicher Froschpräparate, als auch beim Froschherzen.

Ruhland begleitete diese Abhandlung mit einer einleitenden Bemerkung:

„Herr Prof. Ritter äußerte sich mehrmals gegen mich über die vorliegende Abhandlung dahin, daß sie nur als Einleitung zu einer umfassenderen Arbeit dienen sollte, durch welche er die Lehre von der Reizbarkeit der Pflanzen und ihrem Verhältnis zu den beiden elektrischen Polen tiefer, als bisher geschehen ist, zu begründen hoffe."

In dieser Abhandlung erinnern mehrere Versuche an die Chauveaus mit unipolarer Reizung und an gewisse Versuche, die in nahen Beziehungen zu den moderneren über das „polare Versagen" stehen.

Es findet sich indessen erst bei Pflüger der Gedanke präzis und klar ausgesprochen, daß die Erregung beim Reizen mit dem konstanten Strom nur in der Gegend der Kathode, beim Öffnen nur in der Gegend der Anode stattfinde.

Doch gelangte Chauveau gleichzeitig und unabhängig von Pflüger zu ähnlichen Ergebnissen, wenn sich auch gegen die Darlegungen dieses Forschers im Detail mancherlei Einwände beibringen lassen[5]). Die obige Pflügersche Formulierung ist allerdings weiter gehend, als zur Deutung der Erscheinung unbedingt erforderlich, da sie einen näheren Zusammenhang mit

---

[1]) Pflüger, Elektrotonus, S. 456. — [2]) du Bois-Reymond, Untersuchungen 2, 383, 390 f. — [3]) Baierlacher, Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe. 5, 233, 1859; siehe speziell noch S. 248 bis 258 u. 263. — [4]) Most, Galvanismus 1823, S. 79 bis 81. — [5]) E. Pflüger, Zur Geschichte des polaren Erregungsgesetzes; Pflügers Arch. 31, 119, 1883.

dem Elektrotonus konstruiert und ein unnötiges hypothetisches Element in die Betrachtung einführt. Die Erweiterung des zunächst nur für konstante Ströme abgeleiteten Satzes auch für Induktionsströme (und dann weiterhin natürlich auch für Kondensatorentladungen und sonstige Stromstöße) geschah nicht durch Pflüger, sondern in weniger klarer Form durch Chauveau[1]) und in präziser Weise durch Fick[2]). — Pflüger hatte nämlich noch gemeint, durch einen einzelnen Induktionsschlag die ganze intrapolare Strecke, d. h. jeden einzelnen Querschnitt des Nerven auf einmal reizen zu können. Fick wies zuerst auf das Verfehlte dieser Auffassung hin, und daß man auch dann zum richtigen Resultat komme, wenn man den Induktionsströmen selbst nur polare Wirkungen zuschreibt (vgl. S. 962, Anm.). — Will man die rasch veränderlichen Ströme mit einschließen und gleichzeitig möglichst wenig hypothetisch die Darstellung gestalten, so spricht man am besten das Gesetz ganz frei von den Begriffen des An- und Katelektrotonus aus. Das ist um so notwendiger, als z. B. nach Biedermann am Verbindungsnerven von *Anodonta cygnea* von einem Katelektrotonus im gewöhnlichen Sinne nicht gesprochen werden kann, — und da das polare Erregungsgesetz auch für den Muskel gilt, wo ebenfalls Kat- und Anelektrotonus sehr fragliche Begriffe sind.

Aus dem früheren Abschnitt über die Erregungsgesetze geht dann ferner hervor, daß nicht das Entstehen des Stromes als solches, sondern vielmehr das erste Fließen die Erregung bewirkt. Es muß die Ausdrucksweise des Gesetzes also so gewählt werden, daß es gleichgültig wird, ob man sich auf den Standpunkt von du Bois-Reymond oder von Nernst stellt. Wir können vielleicht sagen: die Erregung findet beim Entstehen bzw. nach dem Verstärken eines Stromes nur an einer wahren physiologischen Kathode, bei bzw. nach Öffnung oder Schwächung nur an einer solchen Stelle statt, die vor der Stromänderung wahre physiologische Anode war. Was man dabei unter „wahrer“ physiologischer Anode und Kathode zu verstehen hat, wurde zuerst durch Engelmann[3]), später besonders durch Hering[4]) klargestellt. Der letztere definiert: „Die für den Muskel wesentliche physiologische Anode ist die Gesamtheit der Stellen, wo der Strom in die kontraktile Substanz eintritt, die physiologische Kathode die Gesamtheit der Stellen, wo er aus jener austritt.“

Bezogen auf den Nerven, ist es notwendig, an Stelle der kontraktilen Substanz in dieser Definition erregbare Substanz oder mit Rücksicht auf die Kernleitertheorie „Nervenkern“ zu setzen, es sei nun, daß man mit Hermann den gesamten protoplasmatischen Inhalt, oder mit anderen Autoren nur die Fibrillen oder Teile derselben als der kontraktilen Substanz der Muskeln gleichwertig ansieht.

Der Ort der „wahren“ Anode und Kathode ist bei einem einfachen gleichmäßig dicken Nerven während des konstanten Fließens des Stromes insofern identisch mit den äußeren Zuleitungsstellen, als zweifelsohne dort die stärksten Eintritte bzw. Austritte von Stromfäden aus den Kernfasern erfolgen (vgl. S. 941). Es ist auch bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, wenigstens für den markhaltigen Froschnerven,

---

[1]) Chauveau, Beitrag zur Physiologie des Elektrotonus, S. 167; Vierteljahrsschrift der Züricher Naturf.-Ges. Jahrg. XI, Heft 1, S. 48; Journ. de la physiol. 1859, p. 490, 553; 1860, p. 53, 274, 458 u. 534. — [2]) Fick, Gesammelte Schriften 3 (speziell siehe S. 171). — [3]) Jenaische Zeitschr. 4, 395, 1868. — [4]) Beitr. z. allg. Nerven- u. Muskelphysiologie, II. Mitteil.; Wiener Akad. Ber. 89 (1879).

daß an diesen Stellen nur Eintritte und Austritte von Stromfäden aus den Kernen stattfinden, doch ist dies für die Zeit des allerersten Fließens des Stromes keineswegs ebenso, denn die Stromfäden, die schließlich im axialen Teil des Nerven verlaufen, müssen peripher gelegene Fasern quer durchsetzen, und nur durch die polarisatorische bzw. kondensatorische Ladung der Kerne können diese Stromfäden wirksam verhindert werden, die Kerne zu passieren. Möglicherweise ist diese Zeit sehr klein gegenüber den Zeiten, die für die Reizung in Frage kommen, — möglich aber andererseits, daß namentlich bei starken Strömen auch während des Fließens für einzelne Nervenfasern an der äußeren anodischen Zuleitungsstelle auch Kathoden der Nervenkerne vorkommen und umgekehrt an der kathodischen wahre Anoden für diejenigen Nervenfasern, die den Elektroden zunächst liegen. Allerdings ist für eben diese Nervenfasern dann die Summe der eintretenden Stromfäden größer an der Anode und umgekehrt an der Kathode. Sobald aber der Nerv als Ganzes seinen Querschnitt ändert, bei Abgang von Ästen, oder auch nur das Hüllengewebe relativ zu den Kernen größer oder kleiner wird bzw. seinen elektrischen Leitungswiderstand ändert, sind immer sekundäre Anoden und Kathoden an solchen Stellen gegeben. Vielleicht sind solche auch vorhanden, wo die Fasern nicht ganz gerade gestreckt und parallel der Hauptachse des Nerven verlaufen, also unzweifelhaft dann, wenn der Nerv in einem beschränkten Bereich torquiert würde. Je stärker die angewandten Ströme überhaupt sind, um so eher können solche nicht beachtete „sekundäre“ Elektroden zu falschen Schlüssen führen. Wenn nun aber auch ein Nerv vollkommen homogen wäre, so sind doch die anodischen und kathodischen Stellen auf keinen Fall auf die äußeren unwesentlichen künstlichen Elektroden im Sinne Engelmanns, auf die Zuleitungsstelle des Stromes, beschränkt, sondern infolge der elektrotonischen Ausbreitung geht der Bereich der wahren Anoden und Kathoden sowohl in- und extrapolar weiter darüber hinaus. Darüber aber, an welchen von den kathodischen Stellen bei der Schließung z. B. die wirksame Erregung nun stattfindet, ob an allen kathodischen Stellen oder nur an einem beschränkten Teil derselben, hierüber sagt das elektropolare Erregungsgesetz überhaupt nichts aus. Zunächst kann man auch nur sagen, daß, wenn man mit den minimalsten Stromstärken beginnt, die Stelle der wirksamen Reizung auf die Zuleitungsstelle selbst räumlich beschränkt wird bzw. bei etwas breiteren Elektroden auf den intrapolaren, dem Nerven anliegenden Rand derselben. Ob bei starken Strömen noch andere intra- und extrapolar gelegene Punkte direkt wirksam erregt werden können, wird zwar vielfach angenommen, z. B. von Werigo [1]), ist aber für den homogenen Nerven keineswegs absolut sichergestellt. Zweifelsohne genügen die katelektrotonischen Ströme einer extrapolaren Strecke, um einen fremden Nerven zu erregen, warum sollen sie dann nicht den eignen zu erregen vermögen? Indessen ist zu beachten, daß — ehe diese auf den eigenen Nerven mit hinreichender Intensität bzw. zum Reizen hinreichend lange gewirkt haben — sie schon von der Erregungswelle erreicht sein können, die von der äußeren Elektrode ihren Ursprung nimmt. Möglicherweise verhindert dann das refraktäre Stadium eine nochmalige wirksame Erregung.

Der Leser wird sich vielleicht wundern, wenn ich so lange bei diesen selbstverständlichen Dingen verweile, aber die Nichtbeachtung dieser Umstände hat wiederholt zu schweren Täuschungen Veranlassung gegeben, auch bei den ersten Autoritäten auf diesem Gebiete; man vergleiche Hering (l. c.). Man sehe auch Hermann [2]).

C. Die Wirkung querer Durchströmung auf den Nerven.

Im Anschluß an die Definition der wahren Kathoden und Anoden dürfte es zweckmäßig sein, die Versuche zu besprechen, die über den Einfluß des Durch-

---

[1]) Werigo, vgl. S. 929; vgl. Engelmann, dessen Arch. f. Physiol. 1901, S. 23; vgl. die Diskussion zwischen Nicolai und Durig, wobei es sich allerdings zum Teil um gewöhnliche Stromschleifen handelt; Nicolai, Engelmanns Arch. f. Physiol., Suppl., 1905, S. 341 f., 374; Durig, Pflügers Arch. 92, 293, 1902; Derselbe, Zentralbl. f. Physiol. 19, 805, 1905. — [2]) Hermann, Pflügers Arch. 7, 497, 1873.

strömungswinkels, d. h. desjenigen Winkels angestellt wurden, den etwaige den Nerven durchsetzende Stromfäden mit der Achse bilden.

Schon Galvani hat dies in der einfachen Weise zu entscheiden versucht, daß er einen Nerven senkrecht über einen feuchten Faden brückte und den Faden selbst durchströmte. Dabei gehen im wesentlichen, aber nicht ausschließlich, quere Komponenten durch den Nerven. Derselben Methode bediente sich später du Bois-Reymond[1]) sowohl, um die Unerregbarkeit des Nerven bei dieser Art der Zuleitung festzustellen, als auch, um zu zeigen, daß bei querer Durchströmung keine merklichen elektrotonischen Erscheinungen wahrgenommen werden können. Indessen, wenn man die Ströme hinreichend stark macht, so treten sowohl Zuckungen als nachweisbare elektrotonische Veränderungen auf. Daß die letzteren von Längskomponenten des Stromes herrühren, ergibt sich aus der Umkehr der abgeleiteten Ströme bei Umkehr des polarisierenden Hauptstromes. Es hat nun nicht an Versuchen gefehlt, die Grenze hinaufzurücken, bei der möglichst quer zugeleitete Ströme noch nicht reizen.

Die meisten Autoren gingen dabei so vor, wie es Matteucci[2]) schon einmal gemacht hatte, daß sie nämlich den Nerven mit einem Teil seiner Länge passend in eine durchströmte Flüssigkeit (physiologische Kochsalzlösung usw.) eintauchen ließen. Dabei muß man natürlich Sorge tragen, den Nerven senkrecht zu den Stromfäden zu lagern. Während nun hierbei A. Fick[3]) jun. fand, daß die reizende Wirkung des Stromes ungefähr dem Cosinus des Durchströmungswinkels entspricht, schloß S. Tschierjew[4]) unter Berücksichtigung der Differenz im Quer- und Längswiderstand des Nerven, daß der Nerv quer und längs gleich gut erregbar sei. Dieser Behauptung widersprachen energisch J. Albrecht, A. Meyer und L. Giuffrè[5]) unter Hermanns Leitung. Es gelang ihnen stets, den Nerven so zu lagern, daß die stärksten ihnen zur Verfügung stehenden Induktionsströme ihn nicht erregten. Sie schlossen, daß der Nerv gegen quere Ströme unerregbar sei. Indessen darf man wohl vermuten, daß bei hinreichend gesteigerten Induktionsströmen auch die genannten Autoren an eine Grenze gekommen wären, bei der sich Erregbarkeit des Nerven auch durch noch so große Sorgfalt in der Lagerung nicht hätte vermeiden lassen. Daß Gad und Piotrowski für den Olfactorius des Hechtes die Quererregbarkeit wieder behauptet haben, wurde schon erwähnt (S. 941).

Denkt man sich einen Augenblick eine einzelne Nervenfaser (Nervenfibrille) rein quer durchströmt, so müssen an dieser Anoden und Kathoden an entgegengesetzten Seiten auftreten. Nun ergibt die Theorie, daß hierbei gegensinnige Veränderungen der Polarisation bzw. gegensinnige Konzentrationsänderungen um so weniger sich entwickeln können, je dünner diese Fasern bzw. Fibrillen sind. Es würde zu weit führen, dies ausführlich darzulegen. Aber daß bei hinreichend starken Strömen nicht doch die kathodische Hälfte der Faser in wirksame Erregung geraten und diese zunächst nur lokal auf einen Teil der Faser (Grenzschicht) beschränkte Erregung nicht weiter greifen und schließlich zu einer typischen Negativitätswelle der ganzen Faser führen könnte, ist a priori nicht einzusehen, wenn ich auch zugeben will, daß beim Schließen eines solchen quer zugeleiteten Stromes die anodische Hälfte, beim Öffnen (Kathodendepression) die kathodische Hälfte für die Ausbreitung der Erregungswelle möglicherweise ein großes Hindernis abgibt. Ich halte die so oft behauptete gänzliche Unerregbarkeit des Nerven durch quer zugeleitete Ströme noch nicht für erwiesen. Auch könnte ich mir vorstellen, daß an Nerven mit stark überwiegendem Anelektrotonus, wie z. B. am Anodonta-Nerven, anelektrotonische Ströme ableitbar wären, die trotz Wendung des polarisierenden Stromes doch bestehen blieben.

Versuche, die gewissermaßen das Gegenstück zu dem in diesem Abschnitte Besprochenen bilden, handeln von dem Einfluß der Streckenlänge auf die erregende

---

[1]) du Bois-Reymond, Unters. über tierische Elektrizität 1, 296 f., 1848. — [2]) Matteucci, Compt. rend. 58, 1145, 1859. — [3]) A. Fick jun., Würzb. Verh., N. F., 9, 228 f., 1876. — [4]) S. Tschierjew, du Bois-Reymonds Arch. f. Physiol. 1877, S. 505 u. 517. — [5]) J. Albrecht, A. Meyer u. L. Giuffrè, Pflügers Arch. 21, 469, 1880.

und elektrotonisierende Wirkung des Stromes. Wie aus der Fig. 177 (S. 960) erhellt, treten die polarisatorischen Polwirkungen theoretisch reiner auf, wenn die Streckenlänge größer ist, vorausgesetzt, daß der Strom streng konstant erhalten wird. Die Versuche entsprechen nicht immer der Theorie[1]).

D. Erklärung des Zuckungsgesetzes nach Pflüger.

Mit Hilfe des elektropolaren Erregungsgesetzes in der von Pflüger damals gewählten Form einerseits und der Änderungen der Erregbarkeit im Kat- und Anelektrotonus andererseits erklärt sich nun sehr leicht das Zuckungsgesetz. Man muß nur noch annehmen, daß die Entstehung des Katelektrotonus ein stärkerer Reiz für den Nerven ist, als das Verschwinden des Anelektrotonus. Es wird dann, von den geringsten Stromstärken angefangen, zuerst unter allen Umständen die Schließungszuckung auftreten müssen. Der Reiz entsteht nämlich hierbei stets an der Kathode und findet nirgends ein erhebliches Hindernis, um beim motorischen Nerven zum Muskel zu gelangen. Bei mittleren Stromstärken kommt der Öffnungsreiz hinzu, die Erregung wird aber auch nirgends völlig blockiert, sie gelangt also ebenfalls zum Muskel.

Beim dritten Stadium ist die Schließung des absteigenden Stromes wirksam, weil der Ort der Erregung nahe beim Muskel und kein Hindernis zwischen ihm und dem Muskel sich befindet. Dagegen ist die Schließung des aufsteigenden Stromes unwirksam, weil der Anelektrotonus nahe beim Muskel den Weg für die Erregungswelle blockiert. Bei der Öffnung des aufsteigenden Stromes ist der Ort der Erregung nahe beim Muskel und kein Hindernis für die Erregungswelle auf dem Wege dahin gegeben. Dagegen ist bei der Öffnung des absteigenden Stromes der Erregungsort fern vom Muskel, und der Zustand, in den der Nerv durch das Verschwinden des Katelektrotonus gerät, blockiert die Erregungswelle.

Obschon diese Pflügersche Erklärung des dritten Falles des Zuckungsgesetzes von allen Lehrbüchern unbeanstandet acceptiert zu werden pflegt, ist es doch, wie wir noch sehen werden, zweifelhaft, ob sie vollkommen richtig ist. Die glatte Erklärung des dritten Falles durch die Pflügersche Darlegung dient nun aber geradezu als Stütze für das elektropolare Erregungsgesetz. Es ist nun wichtig, daß dieses letztere auch noch auf mannigfache andere Weise als zu Recht bestehend demonstriert werden kann. Pflüger selbst brachte schon, wie man glaubte, einen besonders eleganten Beweis dafür bei.

E. Öffnungs- und Schließungstetanus.

Bei geeigneten Muskelpräparaten rufen namentlich sehr starke bzw. sehr langdauernde Ströme (bei Öffnung derselben) einen von Ritter zuerst beobachteten Öffnungstetanus hervor. Wenn man nun nach Pflüger[2]) bei einem solchen Nerven bei absteigender Stromrichtung die anodische Strecke durch einen Scherenschnitt abtrennt, so hört der Öffnungstetanus sofort auf, während bei aufsteigendem Strom ein solcher Scherenschnitt, wie schon Ritter fand, ihn fortbestehen läßt.

[1]) Vgl. Hermann, Handb. d. Physiol. 2, 1, 77; man sehe hier auch die Literatur. — [2]) Pflüger, Über die Ursache des Öffnungstetanus; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1859, S. 133 (speziell S. 143).

Hier ist nun in der Tat zu folgern, daß man den Sitz der Erregung des Nerven nach Öffnung in der Anodengegend suchen muß. Die nähere Analyse des Phänomens indessen durch Grünhagen[1]) und Engelmann[2]) und namentlich auch Versuche von Biedermann haben meines Erachtens wahrscheinlich gemacht, daß dieser Öffnungstetanus nicht ohne weiteres mit der Öffnungszuckung, wie sie etwa im zweiten Stadium des Zuckungsgesetzes vorkommt, zu identifizieren ist. Es läßt sich nämlich zeigen, daß dieser Öffnungstetanus unter bestimmten Umständen, z. B. bei Vorbehandlung des Nerven mit alkoholischer Kochsalzlösung[3]), merklich der Öffnung des Stromes nachgeht, und da er überhaupt nur (nach Engelmann) am besonders „gestimmten" Nerven zu beobachten ist, so rührt er möglicherweise von anderen Ursachen her wie die Öffnungszuckung, um die es sich bei dem Pflügerschen Gesetz handelt. Grünhagen und Engelmann leiten ihn, wie auch den an geeigneten Präparaten ebenfalls zu beobachtenden Schließungstetanus von bei jedem Nerven mehr oder minder vorhandenen unwirksamen Reizen her, die in dem Moment wirksam werden, in welchem die positive Modifikation der Erregbarkeit nach Öffnung des Stromes an der Anode Platz greift. Unterstützt wird diese Ansicht durch einen Versuch von Grünhagen, der den Nerven mit unwirksamen Stromstößen tetanisierte und dieselben sofort wirksam werden sah, wenn er einen passenden Polarisationsstrom durch den Nervenstamm sandte, so daß die Reizstelle in den Bereich der Anode fiel, und nun öffnete.

Schon Pflüger[4]) hatte für den Schließungstetanus fortwährende Reize angenommen. Er ließ dieselben durch den Strom selbst entstehen, indem die konstante Durchströmung im Nerven nur zum Teil und in gewissem Sinne einen statischen Zustand darstelle. In Wirklichkeit sei dieser bedingt durch ein dynamisches Gleichgewicht, das von den translatorischen und chemischen Wirkungen des Stromes begleitet sei. Boruttau[5]) hat sowohl für den Schließungs- wie Öffnungstetanus versucht, durch Beobachtung des monophasischen Aktionsstromes mit Hilfe des Capillarelektrometers nähere Aufklärung zu erhalten, ohne aber deutlich rhythmische oder unregelmäßige Schwankungen erkennen zu können. Dies gelang bei Verwendung des Saitengalvanometers S. Garten[6]). Führte er dem Nerven eines Kaltfrosches, der das Phänomen des Schließungstetanus besonders leicht zeigt, einen einzelnen Induktionsschlag zu, so bekam er eine einfache monophasische Aktionsstromkurve, während sich bei Schließung des konstanten Stromes deutliche Wellen erkennen ließen. Er erhielt bei 3^0 2,7 bis 4,0 $^1/_{171}$ sec, bei einer Temperatursteigerung um 11^0 wurde die Zeit um die Hälfte kleiner, so daß die RGT-Regel auch für diese Wellen gilt (vgl. S. 898). Es hat also auch der Nerv die Fähigkeit, wie Muskel und Ureter auf konstante Reizung mit rhythmischer Erregung zu antworten.

Für den Öffnungstetanus fehlt bisher eine analoge Untersuchung der Aktionsströme mit dem Einthovenschen Saitengalvanometer.

Man kann aber auch nach den Gartenschen Versuchen über den Schließungstetanus bezweifeln, ob man es beim Öffnungstetanus mit derselben Ursache zu tun habe, welche die gewöhnliche Öffnungszuckung bedingt. Zur Unterstützung dieser Meinung können namentlich jene Fälle herangezogen werden, in welchen dieser Öffnungstetanus auf eine sogenannte zweite Öffnungszuckung reduziert ist, die von Biedermann[7]) studiert wurden. Damit wäre die Beweiskraft des Pflüger-

---

[1]) Pflügers Arch. **4**, 548, 1871. — [2]) Ebenda **3**, 411, 1870. — [3]) Vgl. Mardzinski, Beitr. z. allgem. Nervenphysiol. Diss. 1902 und Mommsen, Virchows Arch. **83**, 261, 1881. — [4]) Pflüger, Elektrotonus, S. 451; vgl. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol., Heft 1, S. 41, **12**, 217 bis 226; vgl. Schiff, Lehrb. d. Physiol. Über die erregende Wirkung konstanter Durchströmung sensibler Nerven sehe man auch Grützner, Pflügers Arch. **17**, 238, 1878. — [5]) Boruttau, Pflügers Arch. **84**, 376 f., 1901. — [6]) S. Garten, Sitzungsber. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Ges. zu Leipzig **60**, Sitzung vom 24. Februar 1908; vgl. Derselbe, Zeitschr. f. Biol. **52**, 534 f., 1909 (w. d. K.). — [7]) Beitr. z. allgem. Nerven u. Muskelphysiologie. Abhandl. VII. Mitteil. aus dem 83. Bd. d. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., 3. Abteil., 1881; auch Elektrophysiologie, S. 588 f.

schen Experimentes für das polare Erregungsgesetz im allgemeinen erschüttert. Aber trotzdem gibt es eine Reihe von Umständen, welche dafür sprechen, daß das Gesetz doch richtig ist.

F. Weitere Beweise für die Richtigkeit des polaren Erregungsgesetzes.

Es handelt sich hier um denjenigen Erscheinungskomplex, den Hermann[1]) mit dem Namen des „polaren Versagens" belegte. Schon Harleß[2]) fand, daß, wenn man einem Nerven in gewöhnlicher Weise zwei Elektroden anlegt und nun im Bereiche der vom Muskel entfernteren ihn mit Ammoniak bestreicht, wodurch der Nerv ohne Reizung und ohne wesentliche Änderung seiner Struktur abgetötet wird, man unter allen Umständen auch bei schwachen Strömen den dritten Fall des Pflügerschen Zuckungsgesetzes erhält. In ähnlicher Weise wirkt auch unter Umständen die Anlegung des Querschnittes zwischen den Elektroden, wie schon Heidenhain[3]) fand; nach Biedermann erreicht man mit Sicherheit dasselbe, wenn man das eine Ende des Nerven in längerer Strecke abtötet. Ist dann der Reizstrom abmortual, so tritt nur Schließungszuckung, — ist er admortual gerichtet — nur Öffnungszuckung ein. Man kann auf sehr viele andere Arten noch die vom Muskel entferntere Elektrode unwirksam machen, z. B. auch nach dem Verfahren, das Werigo[4]) als vorläufige kathodische Polarisation des Nerven bezeichnete. Der Nerv wird über vier Elektroden gebrückt, wie es die nebenstehende Fig. 182 zeigt. Man leitet durch *c* und *d* dem Nerven einen absteigenden Strom zu, bis sich die depressive Kathodenwirkung bei *c* zeigt. Alsdann geben auf- und absteigende Ströme bei jeder überhaupt wirksamen Stromstärke ebenfalls nur die dritte Stufe des Zuckungsgesetzes. George Weiß hat als Mittel, den Einfluß der einen Elektrode auszuschalten, mit Erfolg die Kohlensäurenarkose angewendet, Gotch[5]) die zentrale Elektrode abgekühlt und nun mit minimalen Strömen gereizt oder auch die dem Muskel zu gelegene durch Kochsalzlösung erregbarer gemacht.

Fig. 182.

Vorläufige kathodische Polarisation (nach Werigo).

Es scheint, daß alle diejenigen Maßnahmen, welche den Nerven im Sinne Wedenskys in den parabiotischen Zustand überführen, sich auch zur Demonstration des polaren Erregungsgesetzes am Nerven eignen. Das polare Versagen wurde von Biedermann[6]) auch für die marklosen Verbindungsnerven von *Anodonta cygnea* gesichert. Außer mit Hilfe des polaren Versagens ist auch durch Zeitmessungen festgestellt worden, daß Ströme, die beim Schließen entstehen, nur an der Kathode erregen.

Hierher gehören die Versuche von v. Bezold[7]), der aus der Differenz der Latenzzeiten der Muskelzuckung zuerst für konstante Ströme eine Be-

[1]) Hermann, Pflügers Arch. **45**, 593, 1889. — [2]) Harleß, Wirkung d. Ammoniaks auf die Nervenstämme; Zeitschr. f. rat. Med. **12**, 68, 1861. — [3]) Heidenhain, Studien des Physiologischen Instituts zu Breslau **1**, 4. — [4]) Werigo, Effekte der Nervenreizung durch intermittierende Kettenströme, 1891, S. 60. — [5]) Gotch, Schäfers Textbook of Physiology, p. 506, u. Journ. of Physiol. **20**, 256, 1896. — [6]) Biedermann, 19. Abhandl. d. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., 3. Abt. **93**, 19, 40, 1886; vgl. Garten, Physiol. d. markl. Nerven, 1903, S. 32. — [7]) v. Bezold, Untersuchung über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln, 1861.

stätigung des Pflügerschen Gesetzes gefolgert hat. Diese v. Bezoldschen Versuche werden aber von Pflüger selbst nicht für beweiskräftig gehalten. Daß v. Bezold im übrigen zu Schlußfolgerungen kam, die im Grunde sowohl das du Bois-Reymondsche als auch das Pflügersche Erregungsgesetz umstoßen würden, hat schon Hermann[1]) mit Recht hervorgehoben. Wir haben schon an früherer Stelle (S. 834, vgl. 956) über diesen Teil berichtet.

Fick machte den Vorschlag, durch ähnliche Versuche eben wirksamer Induktionsschläge die Kathode als Ort der Reizung zu erweisen. Lamansky[2]) unter Heidenhains Leitung führte die betreffenden Versuche aus. Später zeigte Fick[3]) im Verein mit Bindschädler[4]) und im Zusammenhang mit seinen unten noch zu besprechenden Versuchen über die „Lücke", daß Induktionsschläge durch einen konstanten Strom elektrotonisch in dem Sinne beeinflußt werden, wie es die Annahme der Kathode als Ort der Reizung verlangt. Auch v. Vintschgaus[5]) Versuche ergaben für schwache Ströme dasselbe Resultat wie die Versuche von Lamansky.

Indessen, wenn man zu stärkeren Stromstärken übergeht, komplizieren sich die Verhältnisse zum Teil ähnlich wie in den v. Bezoldschen Versuchen mit konstanten Strömen, und es muß alsdann überhaupt angenommen werden, daß die Erregung auch von der Anode ausgeht. Da Induktionsströme aus einem ansteigenden und einem verschwindenden Teil bestehen, so ist es natürlich nicht auffallend, daß sie auch Öffnungserregungen in derselben Art wie konstante Ströme liefern.

Garten[6]) hat am marklosen Nerven des Hechtolfactorius die Frage des Erregungsortes eines Induktionsschlages ebenfalls zu erledigen gesucht, und während sich nun hier für auf- und absteigende konstante Ströme mit größter Wahrscheinlichkeit der Ort der Reizung beim Schließen an der Kathode ergibt, scheinen Induktionsströme unter allen Umständen auch an der Anode zu reizen. Es war das um so auffallender, als mit konstanten Strömen sich bei Garten keine einzige deutliche Öffnungserregung eben desselben Nerven findet, dieselben also hier nur schwer möglich zu sein schienen. Indessen konnte ich[7]) bei einer Nachprüfung mit dem Saitengalvanometer sehen, daß man diese bei Anwendung sehr starker Ströme doch erzielt. Ich halte es nicht ganz für ausgeschlossen, daß bei den sehr rasch verlaufenden Induktionsströmen auch wirksame Quererregungen (vgl. S. 974) des Nerven vorkommen, und ich halte die Ansicht für diskutabel, die scheinbare anodische Reizung des Hechtnerven mit Induktionsströmen als eine solche Quererregung aufzufassen. Daß übrigens die erwähnten Chauveauschen und Baierlacherschen Versuche, die eine Art monopolarer Reize anwendeten und nur bei schwächsten Strömen dann Erfolg sahen, wenn die reizende Elektrode eine

---

[1]) Hermann, Handbuch II, 1, S. 66. — [2]) Studien des Physiologischen Instituts zu Breslau, Heft 4, 1868, S. 146. — [3]) Fick, Gesammelte Schriften 3, 167; Beiträge zur Physiologie des Elektrotonus, Vierteljahrsschrift der Züricher Naturf.-Ges., Jahrg. XI, Heft 1, S. 48 ff. — [4]) Bindschädler, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Nervenreizbarkeit, Zürich 1865. — [5]) v. Vintschgau, Unters. über die Frage: Ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung von der Reizstärke abhängig? Pflügers Arch. 40, 68, 1887. — [6]) Garten, Beitr. zur Physiol. d. markl. Nerven, 1903, S. 33. — [7]) M. Cremer, Zeitschr. f. Biol. 50, 355, 1908.

Kathode war, als weitere Stütze für das polare Erregungsgesetz angeführt werden können, versteht sich von selbst.

Zu den am Nerven gewonnenen Ergebnissen gesellt sich nun noch ein übereinstimmendes Tatsachenmaterial am Muskel, rücksichtlich dessen man den früheren Abschnitt des Handbuches nachsehen wolle (IV, S. 518).

Man sehe auch Engelmanns [1]) Versuche am Ureter. Ob das polare Erregungsgesetz auch für Protisten Gültigkeit hat oder nicht, ist eine viel umstrittene Frage, auf die ich hier nicht eingehen kann.

Alle erwähnten Umstände sprechen entschieden, wenigstens am Nerven für die Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes in der oben erwähnten möglichst hypothesenfreien Form. Dagegen lassen sich gegen die ursprüngliche Fassung in mehrfacher Art Einwendungen erheben. Einmal wurde schon hervorgehoben, daß die Entstehung des Katelektrotonus nur für diejenigen annehmbar ist, welche das allgemeine Erregungsgesetz des Nerven im Sinne du Bois-Reymonds interpretieren, ferner ist in dieser Pflügerschen Fassung der Einfluß etwaiger reiner Dauererregungen des Stromes nicht berücksichtigt. Ich muß in bezug auf diesen Punkt auf den früheren Abschnitt, der vom Gesetz der Nervenerregung handelt, verweisen. Aber noch nach einer anderen Richtung wird von einigen Autoren das Pflügersche Gesetz in seiner ursprünglichen Fassung bekämpft.

Es ist möglich, daß dem polaren Erregungsgesetz die wesentlich einfachere Form zukommt: Reizung findet nur an wahren und absoluten physiologischen Kathoden statt, so daß das Aufhören eines Zustandes im Nerven, das Verschwinden des Anelektrotonus an sich keinen „erregenden" Effekt hätte.

G. Theorie der Öffnungserregung.

Es ergibt sich nämlich die wichtige Frage, ob die Öffnungszuckungen nicht als Schließungszuckungen irgend welcher anderer Ströme, speziell der Polarisations- oder unter Umständen Demarkationsströme des Nerven angesehen werden können. Schon Peltier [2]) hat die Ladung, die ein Froschpräparat erfährt, wenn es durchströmt wird, für die Theorie der Öffnungszuckung zu verwerten gesucht. du Bois-Reymond hat darauf hingewiesen, daß nicht ersichtlich ist, wieso diese Ladungen nach Öffnung des Stromes sich abgleichen können. Dieses Bedenken existierte für Matteucci [3]) nicht, der zur selben Zeit, als er äußerst präzis in der Formulierung die Öffnungszuckung auf Polarisationsströme zurückführte, die Kernleitertheorie des Nerven aufstellte und sämtliche elektrotonische Erscheinungen auf Polarisierbarkeit des Achsenzylinders der Nervenfaser gegenüber dem übrigen Gewebe zu erklären suchte. Für ihn war in der Hülle der Nervenfaser der Ableitungsweg ohne weiteres gegeben. Matteucci versuchte auch experimentell einen Beitrag für die

---

[1]) Engelmann, Pflügers Arch. 3, 263, 1870. — [2]) M. Peltier, „Galvanisme". L'Institut, Journal génér. des soc. et trav. scient. de la France et de l'Étranger. II. Année, 1834, No. 84, p. 410. — [3]) Matteucci, Sur le pouvoir électromoteur secondaire des nerfs et son application à l'électrophysiologie (Premier extrait); Compt. rend. 65, 151—156, 1867; vgl. Martin Magron et Fernet, Note sur l'influence, que peut exercer la polarisation dans l'action de l'électricité sur le système nerveux; Compt. rend. 1860, p. 592, vgl. auch S. 904.

Richtigkeit seiner Behauptung zu liefern, indem er Warmblüternerven stark durchströmte und ein aufgelegtes Nervmuskelpräparat in Tetanus geraten sah. Der Versuch ist allerdings in der Form, in der ihn Matteucci anstellte, einer Reihe von Bedenken ausgesetzt. Man sieht z. B. aus der Mitteilung nicht, ob die durchströmten Nerven wirklich mit unpolarisierbaren Elektroden behandelt wurden. Immerhin ist in diesen Versuchen ein wichtiger experimenteller Beitrag und eine wichtige experimentelle Stütze für die Matteuccische Ansicht wohl zu erblicken. Hierauf ruhte die Angelegenheit lange Zeit, bis Tigerstedt[1]) und fast gleichzeitig Grützner[2]) ebenfalls den Versuch machten, die Öffnungserregung auf die sekundäre Polarisation zurückzuführen. Unter den späteren Autoren sind namentlich Werigo[3]) und Hoorweg[4]) für diese Auffassung der Öffnungserregung eingetreten, während sie von Hermann[5]) und in gewisser Weise auch von Biedermann bekämpft wurde.

Zunächst ist es leicht, den oben erwähnten Matteuccischen Versuch in reinerer Form anzustellen und zu zeigen, daß der Polarisationsstrom eines Froschnerven geeignet ist, einen anderen Froschnerven zu erregen[6]). Wenn aber ein solcher Strom die Fähigkeit hat, einen anderen Nerven zu erregen, so wird man a priori annehmen dürfen, daß er auch hinreichend stark ist, den eigenen zu erregen. Ich bemerke, daß es mir gelungen ist, mit polarisierenden Strömen, deren elektromotorische Kraft weniger als 1 Volt betrug, noch diesen Effekt zu erhalten.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß zweierlei Arten von Polarisationsströmen, die bei der Betrachtung zweckmäßig voneinander getrennt werden müssen, hier in Frage kommen. Einmal handelt es sich hier um jene „Polarisation“, die die elektrotonischen Erscheinungen während des Durchfließens des konstanten Stromes bedingt — und sodann die von Hermann so genannte Infiltrationspolarisation, die möglicherweise ausschließlich an die Kerne der Nervenfasern selbst gebunden ist, und durch die in der Richtung der Längsachse in diesen Kernen eine elektromotorische Kraft auftritt, die dem ursprünglich geleiteten Strom entgegenwirkt. Bei den erwähnten Versuchen der Reizung eines Nerven durch den Polarisationsstrom eines anderen handelt es sich vielleicht nur um die Wirkung dieser Infiltrationspolarisation. Diese Infiltrationspolarisation der Kerne, ich will sie kurz als innere Kernpolarisation bezeichnen, verhindert schon allein, daß der Nerv auch für die elektrotonischen Erscheinungen in erster Annäherung als einfacher physikalischer Kernleiter betrachtet werden kann, da man ja bei diesem zunächst nur an eine elektromotorische Wirksamkeit der Grenzschicht zwischen Kern und Hülle denkt. Die Infiltrationspolarisation ist gewissermaßen etwas Äußeres den kernleitermäßigen Erscheinungen sensu strictiore gegenüber. Ihre Wirkung kann in weitem Umfange durch von außen dem Nerven zugeleitete, den polarisierenden entgegengesetzte Ströme ersetzt gedacht werden. Ich halte es, wie gesagt, für zweckmäßig, die Wirkung dieses Polarisationsstromes für die in Rede stehende Frage von einer etwaigen Wirkung, die von der Grenzschichtenpolarisation herrührt, getrennt zu besprechen. Unterbricht man den polarisierenden Strom völlig, so ist diese innere Kernpolarisation einfach gleichwertig mit dem Schließen eines umgekehrt gerichteten Stromes. Er verwandelt in der Tat, von

---

[1]) Zur Theorie der Öffnungszuckungen; Bihang till k. svenska vet.-akad. handlingar 7, No. 7. — [2]) Über das Wesen der elektrischen Öffnungserregung; Breslauer ärztl. Zeitschr. 1882, Nr. 23 u. Arch. f. d. ges. Physiol. 32, 357—397, 1883. — [3]) Effekte d. Nervenreizung durch intermitt. Kettenströme, Berlin 1891, S. 202. — [4]) Pflügers Arch. 53, 587, 1893. — [5]) Ebenda 31, 105, 1883. — [6]) M. Cremer, Zur Theorie der Öffnungserregung, Zeitschr. f. Biol. 50, 355, 1908.

etwaigen Nachwirkungen der Grenzschichtenpolarisation abgesehen, die vorher anodisch polarisierten Grenzschichten in kathodische, die vorher kathodisch polarisierten in anodisch polarisierte. Der äußere Strom, den man substituieren müßte, um dasselbe Resultat zu erzielen, ist nun aber viel stärker als etwa der Strom, den man vom Nerven abzuleiten und mit dem man also einen anderen zu reizen vermag, denn der elektromotorisch wirksame Kern verhält sich ja hier wie ein Element, das geshuntet ist, indem die Hülle einen Kurzschluß darstellt. Wir haben vorläufig noch keine genügende und sichere Vorstellung darüber, um wievielmal so ein äußerer Strom größer sein müßte, damit die den Kern durchsetzenden Stromfäden dieselbe Intensität hätten wie die des Polarisationsstromes, und diese kommen natürlich für die Beurteilung der Reizwirkung in erster Linie in Frage. Dann ist es aber ferner möglich, daß dieser Polarisationsstrom auch noch sonstige für die Reizung des Nerven wesentlich günstigere Ableitungsbedingungen findet, daß er bei der inneren Abgleichung durch einzelne Stellen der Grenzschicht Intensitäten entfaltet, wie sie dem annähernd äquivalenten äußeren entgegengesetzten Strom nicht zukommen. Endlich ist möglicherweise die Erregbarkeit in der neuen kathodischen, früher anodischen Gegend bei schwachen Strömen wenigstens ganz erheblich gesteigert, wie wir es vielleicht bei einem anderen Nerven weder durch Kälte, noch durch Baden mit stärkeren Kochsalzlösungen usw. erreichen können. Aus allen diesen Gründen erscheint es keineswegs absurd, die bei der Öffnung eines einem an sich stromlosen Nerven zugeleiteten Reizstromes auftretende Öffnungszuckung unter allen Umständen auf Reizung durch den Polarisationsstrom der Infiltrationspolarisation der Kerne zu beziehen.

Nicht minder wäre die Kerngrenzpolarisation an sich a priori geeignet, zu dieser Erklärung herangezogen zu werden. Am besten macht man sich die Verhältnisse, um die es sich hier handelt, am Kernleitermodell klar. Wir nehmen Idealkernleiter ohne Depolarisation an, dann wird die Kernoberfläche so polarisiert sein, daß nirgends wirksame Stromfäden ins Innere des Metalles eintreten können. Es wird also in der Gegend der Kathode eine stark kathodische, in der Gegend der Anode eine stark anodische Polarisation stattfinden, und dazwischen wird die Polarisation in einer geraden Linie zwischen Kathode und Anode abfallen. Jenseits der Elektroden wird derselbe maximale Polarisationszustand herrschen wie an den Elektroden selbst. Das ist notwendig, wenn die Polarisation eine vollkommene, der Kernleiter ein idealer ist, da sonst, wie man sich leicht überzeugt, unter allen Umständen Stromfäden durch den inneren Kern gehen müßten. Wenn jetzt der Strom auch nur um ein Minimum geschwächt wird, so muß die Polarisation entsprechend kleiner werden [1]).

Nun ist bei einem Idealkernleiter eine Polarisationsabnahme der kathodischen Polarisation überhaupt nur dadurch möglich, daß Stromfäden dort eintreten. Denn nur durch einen entgegengesetzten Strom können beim Idealkernleiter die Polarisationen wieder zerstört werden, und ebenso muß ein Strom auf der Anodenseite aus dem Kern austreten. Freilich kommt es deshalb beim Idealkernleiter nicht zu einer anodischen Polarisation an der Kathode oder einer kathodischen an der Anode. Es ist dies selbst dann nicht der Fall, wenn man den Strom völlig unterbricht. Dieser Umstand scheint Hermann veranlaßt zu haben, einen Einwand gegen die Matteuccische Theorie der Öffnungserregung aufzustellen, dem auch Tigerstedt [2]) besondere Bedeutung zuerkennt, der aber im Grunde genommen nicht gerechtfertigt ist. Wenn man die Forderung stellen würde, daß der Nerv sich zunächst durchaus verhalte wie ein Idealkernleiter und erst mit einem bestimmten Grade der erreichten rein physikalischen kathodischen Polarisation die Reizung erfolge, so wäre es allerdings, soweit die Kernpolarisation in Frage kommt, überhaupt nicht möglich, daß eine Öffnungserregung durch entstehenden Katelektrotonus infolge der Grenzschichtenpolarisation einträte, und vollends wäre dies ausgeschlossen, wenn es sich nur um eine Schwächung des Stromes handelte [3]). Nun bewirken aber aufsteigende Ströme auch bei bloßer

---

[1]) Man sehe die Fig. 3 bei M. Cremer, l. c., S. 367. — [2]) Tigerstedt, Lehrb. d. Physiol. 2, 19, 1908. — [3]) Man könnte vielleicht geneigt sein, in der Nernstschen Auffassung der Reizwirkung des Stromes einen Einwand gegen die hier in

Schwächung Zuckung bei nicht zu starken Strömen, wenn diese Schwächung noch geringer ist wie die Hälfte (Hermann, Grützner), bei starken Strömen indessen tritt aber nur dann Zuckung auf (nach Nasse[1]), wenn die Schwächung $^9/_{10}$ der ursprünglichen Stromstärke beträgt. Wenn man aber die Voraussetzung macht, daß es für die Reizung im wesentlichen darauf ankommt, daß hinreichend starke aus dem Kern austretende Stromfäden vorhanden sind, so fällt dieser Einwand überhaupt in sich zusammen, denn wahre und absolute Kathoden treten, bei dem Idealkernleiter wenigstens, auch bei der geringsten Schwächung des Stromes auf. Wenn man sich also, wie ich, auf den Standpunkt stellt, daß die Gesetze der physiologischen Polarisation, namentlich soweit die Aktionsnegativität in Frage kommt, nicht identisch sind mit denen der physikalischen, so ist dem Einwand von Hermann, soweit die Grenzflächenpolarisation in Frage kommt, seine wesentliche Kraft genommen. Nun ist allerdings der Nerv in erster Annäherung für stationäre Zustände nicht gerade mit dem Idealkernleiter ohne Depolarisation, sondern höchstens mit einem solchen mit Depolarisation zu vergleichen. Der Unterschied ist der, daß nur nicht jede Schwächung zum Auftreten von kathodischen Stromfäden an der bisherigen Anode und umgekehrt führt, sondern erst eine gewisse Schwächung, das ist nun aber auch das, was wir sehen.

Ähnliche Betrachtungen lassen sich auch für die Wirkung der Infiltrationspolarisation bei bloßer Schwächung des Stromes anstellen, so daß also beide Arten von Polarisation sehr wohl die Öffnungserregungen erklären können. Natürlich muß betont werden, daß die Matteuccische Ansicht immer noch eine Hypothese ist, keineswegs als streng bewiesen gelten kann. Ob z. B. die Polarisationskapazität des Nerven hinreichend groß ist, um die zum Reizminimum erforderliche Elektrizitätsmenge zu liefern, ist eine a priori gar nicht zu entscheidende Frage. Im übrigen ist aber gegen die in Rede stehende Hypothese bisher kein entscheidendes Argument ausfindig gemacht worden. Sie erklärt also alle Tatsachen, die sie erklären soll, und ist in diesem Sinne eine brauchbare Hypothese.

Gegen den Hermannschen Einwand hat Werigo noch auf eine besondere Erklärungsmöglichkeit aufmerksam gemacht. Nach der auf S. 953 gegebenen Zeich-

---

Rede stehende Theorie der Öffnungserregung zu konstruieren. Könnte es doch scheinen, als müsse man vom Nernstschen Standpunkt aus das Eintreten einer im absoluten Sinne bestimmten Konzentrationsänderung gegenüber dem normalen Zustand erwarten. Das würde etwa dem Eintreten eines bestimmten Wertes der kathodischen Polarisation entsprechen. Indes, Nernst selbst hat (Pflügers Arch. 122, 281, 1908) angenommen, daß hier auch eine relative Konzentrationswirkung vorhanden ist, indem beim Öffnen des Stromes die „akkommodierte" Protoplasmahaut plötzlich vor eine Konzentration gestellt würde, auf die sie eben nicht mehr „akkommodiert" sei. Er hat also die Öffnungserregung im Sinne einer wahren und nicht im Matteuccischen Sinne zu erklären versucht. Doch liegt einmal gerade hier ein schwacher Punkt der Nernstschen Darlegung, indem Nernst dem polaren Erregungsgesetz bei seinen Ausführungen überhaupt bisher nicht Rechnung getragen hat. Und sodann läßt sich nach meiner Meinung gerade der Polarisationsstrom für die rasche Entwickelung einer genügenden relativen Konzentrationsdifferenz heranziehen. Auch würde der hier angedeutete Einwand nicht die hier diskutierte Theorie der Öffnungszuckungen treffen, soweit man diese von der inneren Kernpolarisation ableitet und nicht von der äußeren Kern- oder Grenzschichtenpolarisation. Einstweilen scheint es mir daher, als ob die Nernstschen Resultate noch keinen zwingenden Grund gegen die Matteuccische Auffassung der Öffnungserregung abzugeben brauchten. Ja, ich halte es sogar für möglich, daß sie als eine direkte Stütze für dieselbe herangezogen werden können, wenn das Wesen der Akkommodation genügend geklärt sein wird.

[1]) Nasse, Pflügers Arch. 3, 485, 1870.

nung der Annahmen Pflügers über die Erstreckung des an- und katelektrotonischen Bereiches auf die intrapolare Strecke muß bei einer Schwächung des Stromes ein Verschieben des Indifferenzpunktes eintreten. Das katelektrotonische Gebiet muß größer werden, und hierin sieht Werigo die Ursache für die unvollständigen Öffnungszuckungen. Hier würde also der noch bestehende Strom selbst die Reizung übernehmen. Auch macht Werigo darauf aufmerksam, daß es im Gebiete des Anelektrotonus extrapolare Strecken geben muß, in welchen derselbe praktisch auf nahezu Null sinkt. Zugunsten der ersteren Werigoschen Annahme könnte man den Umstand geltend machen, daß — wie es beim Nasseschen Versuch der Fall zu sein scheint — der Strom vielleicht immer so weit verringert werden muß, bis die Blockwirkung der Anode aufhört, damit eine Zuckung erfolgt.

Gegen die Matteuccische Theorie der Öffnungszuckung hat man nun weiterhin eingewendet, daß nach kurzdauernder Wirkung eines stärkeren Stromes im du Bois-Reymondschen Sinne eine rein positive Polarisation, also eine dem polarisierenden Strom rein gleichsinnige Wirkung auftritt [1]), und Hermann hat in der Verfolgung einer von Pflüger zuerst ihm gegenüber privatim geäußerten Idee [2]) auch hier diesen Strom als einen von der Öffnungserregung herrührenden bezeichnet. Hierbei ist das Hauptmoment darauf zu legen, daß der Strom bei der bisherigen Art der Untersuchung wenigstens sofort und unmittelbar nach dem Öffnen des polarisierenden Stromes als gleichsinnig gefunden wird. Hermann zeigte, daß dieser gleichsinnige Strom ausbleibt, wenn die Anode am Querschnitt liegt, und glaubte, dadurch die Natur als Aktionsstrom erwiesen zu haben. Nehmen wir für den Augenblick an, es sei in der Tat ein Aktionsstrom, so muß doch bemerkt werden, daß die Annahme: er folge sofort als Wirkung des polarisierenden Stromes, damals sich auf eine heute als veraltet zu bezeichnende Methode stützte. Ich selbst habe einige Versuche mit dem Einthovenschen Galvanometer angestellt und war überrascht über die kräftigen gegensinnigen, wenn auch sehr schnell abklingenden Wirkungen kurzdauernder, starker polarisierender Ströme. Bis jetzt habe ich positive Wirkungen als ersten Effekt am Nerven überhaupt nicht gesehen. Ich bezweifle daher zunächst die tatsächliche Behauptung des sofortigen Einsetzens des „Aktionsstromes". Ferner muß ich hervorheben, daß man sehr wohl, so wie Werigo von einer kathodischen Schädigung spricht, auch eine anodische annehmen und die Erscheinungen von einem unter Umständen rasch vorübergehenden anodischen Querschnitt herleiten kann (vgl. S. 870). Diese Annahme würde die beiden Umstände erklären, einmal daß, wie aus den bisherigen Angaben hervorzugehen scheint, der positive Polarisationsstrom maximal keine höhere elektromotorische Kraft als der maximale Ruhestrom zeigen kann, sowie auch die von Hermann festgestellte Tatsache erklären, daß jener verschwindet, wenn an der Anode so wie so ein Querschnitt sich befindet. Endlich ist zu betonen, daß die positive Polarisation doch vielleicht im Anschluß an die Dinge gedeutet werden kann, die du Bois-Reymond am Nackenband des Kalbes feststellte, welches gegenüber Kochsalzlösungen „äußere" positive Polarisation zeigte, indem die Frage dieser positiven Polarisation noch nicht hinreichend geklärt erscheint.

---

[1]) du Bois-Reymond, Sekund. elektrom. Erscheinungen usw., Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1883, S. 89 u. 90; vgl. Hermann, Pflügers Arch. 33, 103, 1884; E. Hering, Wien. Sitzungsber. 1883; Pflügers Arch. 58, 133, 1894; Biedermann, Wiener Sitzungsber. 1888; Derselbe, Elektrophysiologie, S. 376, 707, 823 f. — [2]) Hermann, Pflügers Arch. 33, 156, Anm., 1884.

Unter den Momenten, welche Tigerstedt zugunsten der Theorie der Öffnungszuckungen geltend gemacht hat, ist namentlich das folgende beachtenswert. Die Öffnungszuckung tritt um so leichter auf, je länger der Strom geschlossen wird, um so stärker ist aber auch die Infiltrationspolarisation des Kernes entwickelt. Öffnungszuckungen ergeben sich ferner leicht, wenn man zuerst einen Strom längere Zeit geschlossen hält und ihn daraufhin nur einige Male kurzschließt. Auch wirken unmittelbar nach einer Polarisation mit einem kräftigeren Strom schwächere Ströme ähnlich bei der Öffnung, wie schon Biedermann fand, ohne dieses aber in Beziehung zur Polarisation zu bringen. Nach Tigerstedt rührt dies daher, daß Reste der früheren Polarisation den kürzer geschlossenen bzw. schwächeren Strömen zugute kommen, wie sich denn überhaupt die Voltaschen Alternativen zum Teil wenigstens für die Erklärung mit der in Rede stehenden Auffassung der Öffnungserregung eignen.

Bis hierher betrachteten wir nur die Öffnungserregung bei Nerven, denen an elektromotorisch unwirksamen Stellen der Strom zugeführt wurde. Sobald aber eine Nervenstelle elektrisch verändert ist, speziell durch einen angelegten Querschnitt, kommt es — wie zuerst Hering auf das überzeugendste nachwies — zu scheinbaren Öffnungszuckungen, die in Wirklichkeit Schließungszuckungen des Demarkationsstromes sind. Bei hinreichend empfindlichen Nerven gelingt es nämlich, wie schon du Bois-Reymond fand und kurz vor der Heringschen [1]) Abhandlung durch Kühne [2]) bestätigt wurde, den Nerven durch seinen eigenen Strom zu reizen bzw. zu tetanisieren. Wenn man nun den Demarkationsstrom ableitet und ihn durch eine gewöhnliche Kompensationsvorrichtung, also durch Abzweigung aus einem Rheochord oder Rheostaten kompensiert, so kann bei hinreichend empfindlichen Nerven — namentlich von Kaltfröschen — eine Zuckung auch dann auftreten, wenn man den Kompensationsstrom im Kettenkreise öffnet. Da der am Nerven anliegende Zweig kompensiert ist, so kann die Öffnung hier nicht anders wirken als wie die plötzliche Herstellung eines Nebenschlusses zum Demarkationsstrom. Hermann hat zwar darauf hingewiesen, daß die Auffassung dieser und ähnlicher Zuckungen als Schließungszuckungen ein rein willkürliches Element enthalte, indessen handelt es sich doch in allen diesen Fällen darum, daß wahre Kathoden in den Kernen auftreten bzw. daß verstärkte Kathoden sich an Stellen finden, wo vordem nur schwächere waren. Jedenfalls erklärt sich mit Hilfe des Demarkationsstromes ganz allgemein das leichtere Auftreten von Öffnungszuckungen in der Nähe lädierter Stellen, wie andererseits die Schwierigkeit, solche am völlig unversehrten Nerven hervorzurufen. Daß im Detail noch manches kompliziert ist und nicht so sicher steht, als es im Interesse einer summarischen Darstellung wünschenswert ist, ändert daran nichts. Der Umstand, daß der Demarkationsstrom auch zur depressiven Kathodenwirkung führen kann, wie wir schon oben erwähnten, und die hauptsächlichsten Untersuchungen über diese Öffnungszuckungen in der Nähe des Querschnittes (Biedermann, Grützner, Her-

---

[1]) Hering, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., III. Abt., 85 (1882). — [2]) Kühne, Unters. d. physiol. Instituts der Universität Heidelberg 3, 91, Heft 1 und man sehe namentlich den Versuch am Hechtolfactorius, S. 97.

mann) diese Möglichkeit bisher noch nicht genügend beachtet haben, läßt eine neuerliche systematische Durcharbeitung des ganzen Gebietes wünschenswert erscheinen.

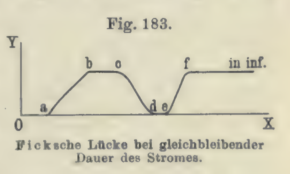
H. Grütznersche „Lücke“.

Von den beobachteten Details sei hier ferner die Grütznersche „Lücke“ hervorgehoben. Der Demarkationsstrom ist im Nerven absteigend gerichtet. Behandelt man den Nerven mit aufsteigenden Strömen, so wird dadurch im Kern eine teilweise Kompensation des Demarkationsstromes möglich sein. Wenn dieselbe zunächst noch nirgends zur Aufhebung der kathodischen Polarisation führt, so kann sie doch bei der Öffnung des Reizstromes zur erheblichen Wiederverstärkung Veranlassung geben, wenn der zugeführte Stromzweig hinreichend stark ist. Da hierbei die Stelle noch im Katelektrotonus bleibt, so kann das plötzliche Wiederauftreten des alten Demarkationsstromes zu einer Zuckung führen. Ist der Stromzweig stärker, so kann an der Stelle der Anode der Katelektrotonus nahezu aufgehoben werden. Die jetzige Verstärkung des Demarkationsstromes führt dann hier nach Grützner trotz ihrer größeren Mächtigkeit nicht zur Zuckung, da der Demarkationsstrom hierbei bei der Öffnung des zugeleiteten auf eine Stelle von neutraler Erregbarkeit wirkt. Bei noch stärkeren Strömen tritt wieder Zuckung ein, einmal, weil die anodisch polarisierte Stelle nach dem Verschwinden in erhöhter Erregbarkeit sich befindet, oder weil der Polarisationsstrom überhaupt die Wirkung der Öffnungszuckung unterstützt. Auf diese Weise erklärte Grützner[1]) und Nemerowsky[2]) die „Lücke“ in der Reihe aufsteigender Öffnungszuckungen in der Nähe des Querschnittendes.

J. Ficksche „Lücke“.

Von dieser Grütznerschen „Lücke“ verschieden ist ein Phänomen der Lücke, dessen Entdeckung wir Fick verdanken und das bei Induktionsströmen und überhaupt bei kurzdauernden Stromstößen zu beobachten ist. Fick sah dasselbe zuerst bei den letzteren. Bei denselben Versuchen, bei denen Fick konstatierte, daß ein Strom eine gewisse Zeit dauern muß, um überhaupt wirken zu können, beobachtete er folgende Erscheinung: Leitet man einem Nerven einen aufsteigenden Stromstoß zu, so treten bei einer gegebenen Dauer von gewisser Stärke des Stromes ab Zuckungen auf, die bei weiterer Steigerung der Stromstärke plötzlich verschwinden, um bei noch weiterer Steigerung wieder aufzutreten. Fick deutet die Erscheinung daher, vollkommen konform mit den Pflügerschen Deutungen des dritten Falles des Zuckungsgesetzes, dahin, daß von einer gewissen Stromstärke an die Erregung an der Kathode entsteht und an der Anode nicht gehemmt wird. Bei weiterer Verstärkung des Stromes kommt es aber zu einem anodischen Block und erst bei noch größerer Verstärkung findet auch eine Öffnungserregung statt.

Fig. 183.



Ficksche Lücke bei gleichbleibender Dauer des Stromes.

Die vorstehende, Fick[3]) entnommene schematische Kurve (Fig. 183) gibt eine Vorstellung über den Verlauf des Erfolges der Muskelzuckung bei stets gleichbleibender Dauer der Einwirkung und stets wachsendem Strome. Die

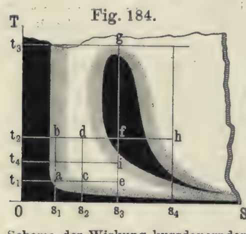
---

[1]) Pflügers Arch. 28, 130, 168 bis 169, 1882. — [2]) L. Nemerowsky, Über das Phänomen der Lücke bei elektrischer Nervenreizung, Diss., Bern 1883. — [3]) A. Fick, Gesammelte Schriften 3, 156.

Höhe der Muskelzuckung wird durch die Ordinaten OY, die Stromstärke durch OX gemessen.

Anstatt die Zeitintervalle gleich zu lassen, kann man auch eine geeignete Stromstärke konstant lassen und das Zeitintervall verlängern. Die ganze Mannigfaltigkeit, die möglich ist, erhellt aus der folgenden, ebenfalls schematischen Fig. 184 von Fick[1]). Die Ordinaten sind hier Zeiten, die Abszissen Stromstärken. Der schwarze auf der linken Seite des Präparates befindliche Streifen dient zur Konstatierung der Tatsache, daß unter einer gewissen Stromstärke überhaupt Zuckungen nicht auftreten; der der Abszissenachse parallele, sich immer verschmälernde Streifen: daß für jede Stromstärke ein hinreichend kurzes Intervall gefunden werden kann, währenddessen der Strom geschlossen sein darf, ohne zu reizen. Die vollkommen weiße Fläche enthält alle diejenigen Punkte, in denen kräftige Zuckungen erfolgen. Die weiße Fläche umgibt ihrerseits ein Stück schwarzer Fläche, in der z. B. der Punkt f liegt, und innerhalb welcher Zuckungen bei aufsteigenden Strömen nicht erfolgen. Aus der Figur ergibt sich, daß es sehr viele Paare von Stromstärken und Zeiten geben kann, die keine Zuckungen bewirken, während Verringerung oder Vermehrung der Zeiten oder der Stromstärke dieselbe zur Folge haben.

Fig. 184.



Schema der Wirkung kurzdauernder Stromstöße auf den Nerven (nach Fick).

Anfänglich gelang es Fick nicht, das Phänomen der „Lücke", das er so bei konstanten Stromstößen feststellen konnte, auch bei Induktionsströmen zu sehen. Später aber gelang ihm das auch, und zwar zunächst für aufsteigende Schließungsinduktionsschläge, schließlich auch im Gegensatz zu Lamansky[2]) für aufsteigende Öffnungsinduktionsschläge. Für letztere gelang es aber nur, wenn er dafür sorgte, daß der Widerstand im Kreise klein war, indem er den Nerven noch mit einem feuchten Fließpapierstreifen überdeckte.

Ich mache an dieser Stelle darauf aufmerksam, daß durch diese Maßnahmen die Dauer der Induktionsschläge verlängert wurde. Fick wollte damit Oszillationen verhindern, die bei sehr großem Widerstand in der sekundären Rolle auftreten können und die dadurch bedingt sind, daß die Kapazitäten der Rolle auf den Verlauf des Schlages Einfluß gewinnen. Es ist bemerkenswert, daß daher die Fickschen Öffnungsinduktionsschläge keine Momentanströme waren. Sie werden das um so weniger gewesen sein, wenn Fick etwa die Eisenkerne in den Rollen gelassen hat, worüber er in jenen Abhandlungen nichts aussagt. Wären die Ströme nämlich wirklich momentan, so würden diese „Lücke"-Versuche Ficks eine Nachdauer der blockierenden Anodenwirkung ergeben, wie sie bisher von keinem Forscher gemeldet wurde. [Siehe die folgenden Auseinandersetzungen zur Erklärung des dritten Falles des Zuckungsgesetzes[3]).] Die Erregung muß jedenfalls zur Zeit der Einwirkung des Bestehens des wirksamen Anelektrotonus an der Anode eintreffen, wenn sie an derselben scheitern, die Ficksche Erklärung also richtig sein soll.

Tigerstedt und Willhard[4]) mußten ebenfalls durch gewisse Hilfsmittel die Dauer des Öffnungsinduktionsschlages verlängern, damit sie das Phänomen bei demselben sehen konnten. Im Detail fanden sie ein merkwürdiges Abweichen des Verhaltens der Latenzzeiten, je nachdem man mit Öffnungs- oder Schließungsinduktions-

[1]) A. Fick, l. c., S. 160. — [2]) Lamansky, l. c. — [3]) Daselbst auch eine Angabe Stewarts. — [4]) R. Tigerstedt u. A. Willhard, Zur Kenntnis der Einwirkung von Induktionsströmen auf den Nerven, Mitteil. v. physiol. Lab. d. Karolin. Inst. Stockholm 1884; Bihang Till K. sv. Akad. Handl. 8, 16.

schlägen die Ficksche „Lücke" erzeugte, auf die ich hier nur hinweisen kann. Tiegel[1]) hatte die Lücke auch bei absteigenden Induktionsschlägen gefunden. Locke[2]) klärte aber vollständig den hier gelegenen Irrtum auf. Tiegel hatte den Nerven in situ gelassen und damit natürlich nicht nur die intrapolare Strecke, die er reizen wollte, gereizt — sondern den Strom auch noch durch diejenigen Nerventeile gesandt, die er für extrapolar hielt[3]).

Wie man aus dem Vorhergehenden sieht, hat Fick bei der Deutung seiner Versuche angenommen, daß die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen auch für sehr kurzdauernde Ströme, speziell also auch für Induktionsströme im wesentlichen in gleicher Art stattfinden wie bei konstanten Strömen. Im selben Sinne sprechen aber auch noch eine Reihe anderer Untersuchungen, welche die Wirkung gleichzeitiger Reize mit Induktionsschlägen an verschiedenen Stellen des Nerven ins Auge fassen.

K. Wirkung mehrfacher Reize.

Grünhagen[4]) hatte zuerst die Idee gefaßt, mit Hilfe desselben primären Stromes, aber verschiedenen sekundären Rollen die absolut gleichzeitige Reizung verschiedener Nervenstellen zu betätigen. Anfänglich deutete er seine Ergebnisse als Interferenz von Reizungen, später, nach den Untersuchungen von Sewall[5]) und Werigo[6]), als verursacht durch die angedeutete erregbarkeitsändernde Beeinflussung. Werigo sieht allerdings in diesen Wirkungen lediglich algebraische Summation und Subtraktion reizender Stromfäden, entsprechend seiner Neigung, die katelektrotonischen und anelektrotonischen Erregbarkeitsänderungen überhaupt rein physikalisch zu erklären[7]).

Auf einen besonderen Fall der Mehrfachreizungen durch den elektrischen Strom möchte ich hier noch besonders aufmerksam machen. Es ist dies die Reizung mit sogenannten tripolaren Elektroden, Versuche, die von Schaternikow[8]), Danilewsky[9]) und Werigo[10]) unabhängig voneinander unternommen wurden. Man leitet z. B. einem Nerven durch eine obere und untere Elektrode den Strom zu, während durch eine mittlere Elektrode die Kathode abgeleitet wird, oder umgekehrt. Man kann so am durchschnittenen Nerven mit den peripheren und zentralen noch in Verbindung befindlichen Nerven Reizversuche und auch Ausschaltungsversuche anstellen, ohne Einbrechen des

---

[1]) Tiegel, Pflügers Arch. 13, 279 f., 1876. — [2]) F. S. Locke, The action of single induction-shoks on motor nerve, with special reference to the „Gap" (Lücke); Journ. of Physiol. 26 (1901); Proc. of the Physiol. Soc., p. 39. — [3]) Vgl. Rosenthal, du Bois-Reymonds Arch. 1881, S. 62. — [4]) Grünhagen, Pflügers Arch. 34, 301 f., 1884; vgl. 36, 518, 1885. — [5]) H. Sewall, Journ. of Physiol. 3, 175 ff., 1880. — [6]) Werigo, Pflügers Arch. 36, 519, 1885. — [7]) Von sonstigen hierher gehörigen Arbeiten sehe man noch: Fuld, Über gegenseitige Beeinflussung (Interferenz) zweier Erregungen im Nerven, Pflügers Arch. 81, 381, 1900; vgl. Gildemeister, Über Interferenzen zwischen zwei schwachen Reizen, Pflügers Arch. 124, 447, 1908 (w. d. K.); Derselbe, Über die indirekte Muskelerregung durch zwei schwache Stromstöße, Beitr. z. Physiol. u. Pathol., Festschr. f. Hermann, S. 53. Stuttgart 1908. — [8]) Schaternikow, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 33, 449, 1895. — [9]) Danilewsky, Zentralbl. f. Physiol. 9, 390, 1895. — [10]) Werigo, Pflügers Arch. 76, 517, 1899. Man sehe namentlich noch Achelis, Ebenda 106, 329, 1905, ferner die Bedeutung des tripolaren Elektrotonus für die verschiedenen Ausschaltungsmethoden bei Schenck, Ebenda 100, 337, 1903; Pflücker, Ebenda 106, 372, 1905; Fröhlich, Ebenda 113, 418 f. u. 433 f., 1906.

Stromes in die extrapolaren Stellen besonders fürchten zu müssen. Die bei Gebrauch solcher Elektroden zu beobachtenden Erscheinungen werden von Autoren, die sie untersucht haben, auf die einfacheren Fälle des bipolaren Erregungsgesetzes zurückgeführt.

L. Andere Deutungen des dritten Falles des Zuckungsgesetzes.

Daß beim dritten Fall des Zuckungsgesetzes bei der Schließung die Erregung stets in der Gegend der Kathode, bei der Öffnung stets in der Gegend der Anode stattfindet und daß Hindernisse vorhanden sein müssen zwischen Muskel und Erregungsstelle, die die Ruhe beim Schließen des aufsteigenden und beim Öffnen des absteigenden Stromes bedingen, kann füglich nicht bezweifelt werden. Aber bezweifelt kann werden, ob die negative Modifikation, die nach Pflüger unmittelbar nach der Öffnung an der Kathode Platz greift und die man sich etwa im Sinne der Matteuccischen Theorie der Öffnungserregung als anodische Wirkung des Polarisationsstromes vorstellen könnte, einen sekundären, nach Öffnen des Stromes sich erst entwickelnden Zustand darstellt, oder ob wir es hier lediglich mit Werigos depressiver Kathodenwirkung zu tun haben. Ich halte es für durchaus wahrscheinlich, denn bei starken Strömen tritt diese depressive Kathodenwirkung ja schon fast momentan ein und sie überdauert auf jeden Fall eine, wenn auch kurze Zeit die Öffnung des Stromes. Die anodische Wirkung des polarisatorischen Gegenstromes ist aber wahrscheinlich überhaupt zu gering, um für maximale Erregungen einen Block bewirken zu können. Es fragt sich da überhaupt, wie ist es mit dem Anodenblock bestellt? Ist es dieselbe Eigenschaft des durchströmten Nerven, die extrapolar minimale Reize unterdrücken läßt, die nur quantitativ gesteigert am Pole sich entwickelt und hier die maximale Erregung der Schließungszuckung nicht durchläßt?

Ich möchte bemerken, daß man versuchen könnte, die depressive Kathodenwirkung auch für die Erklärung der Ruhe beim Schließen des aufsteigenden Stromes zu verwenden, wenn die Annahme zulässig wäre, daß die intrapolare Strecke diese Wirkung rascher entwickelt als die extrapolare, und die Erregung in diesem Falle dicht am Pol in der extrapolaren Strecke erfolgt. Doch will ich bemerken, daß es sich hier um ein einfaches Aperçu handelt, das ich erwähne, weil ich es nirgends diskutiert gefunden. Je nachdem man seine Annahme über die nähere Natur der Grenzschicht des Kernes trifft, ließe sich die Vorstellung verteidigen, daß die direkte, d. h. also hinreichend starke Längsdurchströmung dieser Schichten die Reizwirkung im gewöhnlichen Sinne verhindert. Ich erwähne auch diesen Umstand lediglich, um die hier obwaltenden Eventualitäten möglichst vollständig zur Diskussion zu stellen.

Es gibt eine Reihe von Umständen, welche es durchaus zweifelhaft erscheinen lassen, ob der anodische Block so einfach erklärt werden kann, wie Pflüger wollte, der doch offenbar denselben in engsten Zusammenhang mit der extrapolaren Unterdrückung inframaximaler Reize in der Gegend der Anode gebracht hat. Das Bedenken, das jemand geltend machen könnte, scheint mir im Folgenden zu liegen: Durch die Untersuchungen, namentlich Hermanns[1]), ist festgestellt worden, daß maximale Reize weder an der Anode selbst einwirkend, noch extrapolar einwirkend durch noch so starken Anelektrotonus unterdrückt werden können. Nun muß die an der Kathode aus-

---

[1]) Hermann, Pflügers Arch. 30, 12, 1883.

gelöste Erregung doch unzweifelhaft maximal sein. Es ist also nicht einzusehen, warum sie die Anode nicht passieren kann. Allerdings will Stewart gesehen haben, daß bei sehr starken Strömen (Verwendung von 9 bis 10 Daniell als Stromquelle) auch die Anode für die Erregungswelle in ähnlicher Weise undurchgängig wird, wie es Grünhagen und Hermann für die Kathode fanden. Nun habe ich schon wiederholt bemerkt, daß in der Tat bei sehr starken Strömen eine anodische Schädigung der Nervensubstanz möglich erscheint. Es wäre aber offenbar etwas ganz anderes als wie derjenige Zustand, der zur Unterdrückung inframaximaler Reizung führt, und der fast spurlos mit dem Öffnen des Stromes wieder verschwindet. Auch konnte ich bisher mich nicht von der Richtigkeit der Stewartschen Angaben überzeugen, indem ich bei einer Untersuchung der Aktionsströme mit Hilfe des Saitengalvanometers noch bei Anwendung von acht Akkumulatoren, allerdings am abgekühlten Nerven und einem Extrawiderstand von 100 000 Ohm, die Erregungswelle bis in die Gegend der Anode dringen sah. Es erscheint mir aber die Annahme nicht unzulässig, daß an der Stelle, wo der äußere Strom zugeleitet wird, auf eine rein physikalische Art die Erregung unterdrückt werden kann. Wie schon wiederholt hervorgehoben, hat der elektrotonisierte Nerv höchstens die Eigenschaften eines Kernleiters mit Depolarisation, d. h. für unseren Fall: an der anodischen Stelle selbst treten sehr kräftige Stromzweige unmittelbar in die Kerne ein. Wenn nun die Weiterleitung der Erregung nur mit Hilfe wahrer Kathoden möglich ist, so kann sehr wohl der Fall eintreten, daß diese hier direkt in den Kern eintretenden Stromzweige des Reizstromes die entgegengesetzten der Erregungswelle vollständig neutralisieren, trotz der Vergrößerung der letzteren, wie sie aus dem Hermannschen Inkrementsatz folgt. So würde sich also rein physikalisch der im dritten Fall des Zuckungsgesetzes ausgeübte Block erklären, während bei offenbar denselben Stromstärken — der dritte Fall tritt nämlich manchmal schon bei relativ kleinen Stromstärken ein (vgl. Fick, Clara Halperson) — die extrapolar ausgelöste Erregungswelle noch bis in die unmittelbare Gegend der Anode vordringen kann, wie die Zunahme eines polarisierenden Stromes durch extrapolare anodische Reizung in solchen Fällen beweist.

Um keinen Zweifel über meine Stellung zu dieser Frage zu lassen, möchte ich also nochmals meinen Standpunkt dahin zusammenfassen[1]: Der kathodische Block im dritten Fall des Zuckungsgesetzes beruht höchst wahrscheinlich auf der von Pflüger seinerzeit nicht erkannten depressiven Kathodenwirkung, der anodische Block vielleicht auf Anelektrotonus in dem bisher gewöhnlich angenommenen Sinne, vielleicht aber auch auf rein physikalischer Auslöschung kathodischer Stromfäden der Erregungswelle, oder bei enorm starken Strömen auf einer besonderen, der Kathodendepression analogen anodischen Schädigung des Nerven, welche mit der Valentin Eckhardschen Verminderung der Reizerfolge im gewöhnlich beobachteten extrapolaren Anelektrotonus nicht ohne weiteres zu identifizieren ist (wofern man sich nicht völlig auf Werigos Standpunkt stellt).

Auch die Erklärung der Blockwirkung eines konstanten Stromes, den man zwischen Reiz und Erfolgsorgan einschiebt — die Blockwirkung er-

---

[1]) Ohne auf die im vorhergehenden kleingedruckten Abschnitt angedeuteten Möglichkeiten noch einmal zurückzukommen.

kannten zuerst Valentin und Eckhard (vgl. S. 952) —, beruht bei denjenigen Stromstärken, die gerade eben blockieren, jedenfalls auf Kathodendepression, d. h. die Blockierung ist eine kathodische, nicht eine anodische.

M. Das Zuckungsgesetz beim Menschen.

Beim lebenden Menschen gelingt es im allgemeinen nicht, die Gültigkeit des Pflügerschen Zuckungsgesetzes zu demonstrieren, so wie es für den herauspräparierten Nerven festgestellt wurde. Auch hat es seine Schwierigkeiten, die Erregbarkeitsänderung an den Polen des Stromes experimentell nachzuweisen, Schwierigkeiten, deren Überwindung indes Waller und de Watteville[1]) gelang, wofern man nicht einen alten Versuch Ritters[2]) als Beweis hierfür betrachten will. Ritter schlich sich nämlich in eine starke Säule ein (vgl. S. 951) und fand nun in dem Arm, in welchem der Strom aufsteigend gerichtet war, subjektiv eine erhöhte Beweglichkeit, in dem anderen, in welchem der Strom absteigend floß, eine herabgesetzte. Man sehe über diesen Versuch die Darlegung Pflügers[3]). Nach Waller und de Watteville benutzt man am besten den *N. ulnaris* am Ellbogengelenk, indem man hier die Anode oder Kathode des Stromes einwirken läßt, während die andere Elektrode im Nacken liegt. Mit Hilfe mechanischer Reizung, durch Schläge mit einem kleinen Hammer auf die Elektrode, konnten die genannten Autoren zeigen, daß durch Schließung des konstanten Stromes eine merkliche Steigerung oder Verminderung der durch die Schläge ausgelösten Zuckungen eintrat. Der Versuch, die Gültigkeit des dritten Falles des Pflügerschen Zuckungsgesetzes bei derselben Anordnung zu sichern, gelang nur teilweise. Lag die Kathode auf dem *N. ulnaris*, so trat nur Schließungszuckung ein, handelte es sich aber um die Anode, so waren Öffnungszuckungen zwar erreichbar, aber vorher zeigte sich auch stets Schließungszuckung. Bei weniger günstiger Anordnung, wie sie die früheren Autoren[4]) zum Teil angewandt hatten, ist es noch schwieriger, die Gültigkeit des Zuckungsgesetzes und der charakteristischen Änderungen der Erregbarkeit für den menschlichen Nerven zu erweisen. Wie Helmholtz zuerst im Anschluß an einen Vortrag von Erb über denselben Gegenstand klargelegt hat, ist die Ursache dieser Abweichung einfach darin gelegen, daß die in die Tiefe dringenden Stromfäden des angewandten Reiz- oder polarisierenden Stromes den Nerven nicht im gewöhnlichen Sinne längs durchströmen, sondern schräg bis quer. Dadurch wird es bedingt, daß in unmittelbarer Nähe des wirksamen Poles sich entgegengesetzte „virtuelle“ befinden. In der Tat genügt diese Vorstellung, alle Abweichungen zu erklären. Andererseits kann man beim Froschnerven ähnliche Beobachtungen machen, wenn man den-

---

[1]) A. Waller u. A. de Watteville, Neurolog. Zentralbl. 1882, Nr. 7; Dieselben, Philos. Transactions Roy. Soc. 3, 961, 1882; Dieselben, Baseler Dissertat. 8, 58 S., London 1883; Dieselben, Proc. Roy. Soc. 34, 366. — [2]) Ritter, Beiträge zur näheren Kenntnis des Galvanismus (II) 2, 57. Jena 1802. — [3]) Pflüger, Elektrotonus, S. 2 bis 4. Berlin 1859. — [4]) Vgl. Filehne, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 7 (1870); Eulenburg, Ebenda 3, 117, 1867; Erb, Ebenda 1867, S. 513; Brückner, Deutsch. Klin. 1868, Nr. 41 u. 43; Samt, Der Elektrotonus am Lebenden. Diss. 1868; Runge, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 8, 368, 1870; Hitzig, Arch. f. Psych. 4, 166, 1874; Remak, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 18 (1876).

selben in indifferentes Gewebe einpackt oder darauflegt und nun den Nerven zu reizen versucht (Filehne). Mit Hilfe der tripolaren Elektroden hat Achelis[1]) am Nervmuskelpräparat des Frosches jedenfalls alle Abweichungen zu demonstrieren vermocht. In der Tat ist die Übereinstimmung zwischen der Reizung auf diesem Wege und der monopolaren Reizung des in situ befindlichen Nerven eine prinzipiell fast vollkommene. Am ermüdeten Präparat will Achelis sogar den Erscheinungskomplex der Entartungsreaktion, auf den ich hier nicht näher eingehen kann, künstlich nachahmen können.

Verzeichnis

der

wichtigsten Handbücher und Monographien zur Nervenphysiologie.

Bernstein, J., Untersuchungen über den Erregungsvorgang der Nerven- und Muskelsysteme. Heidelberg 1871.

Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Bezold, A. v., Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln. Leipzig 1861.

Biedermann, W., Elektrophysiologie. Leipzig 1895.

Derselbe, Elektrophysiologie in Asher-Spiro, Ergebnisse der Physiologie 1, 2. Abteilung.

du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität 1 (1848); 2, 1, 1849; 2, 2, 1884. Berlin.

Derselbe, Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik 1 (1875); 2 (1877). Leipzig.

Boruttau, H., Die Elektrizität in der Medizin und Biologie. Wiesbaden 1906.

Derselbe, Muskel- und Nervenphysiologie, 4. Abschnitt des Bandes aus der „Physikalischen Chemie und Medizin", von Koranyi und Richter. Leipzig 1907.

Derselbe, Handbuch der gesamten medizinischen Anwendung der Elektrizität. Leipzig 1909. Speziell Boruttau, Elektrophysiologie 1, 5.

Bose, J., Comparative Elektrophysiology. New York 1907.

Derselbe, Response in the living and non-living. New York 1902.

Budge, J., Untersuchungen über das Nervensystem. Frankfurt 1841.

Danilewsky, B., Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität. Leipzig 1902.

Eckhard, C., Grundzüge der Physiologie des Nervensystems. Gießen 1854.

Derselbe, Experimentalphysiologie des Nervensystems. Gießen 1866.

Fick, A., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863.

Derselbe, Untersuchungen über die elektrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

Derselbe, Gesammelte Schriften 4, spez. 3. Würzburg 1904.

Fleischl v. Marxow, E., Gesammelte Abhandlungen, herausgegeben von Otto Fleischl v. Marxow. Leipzig 1893.

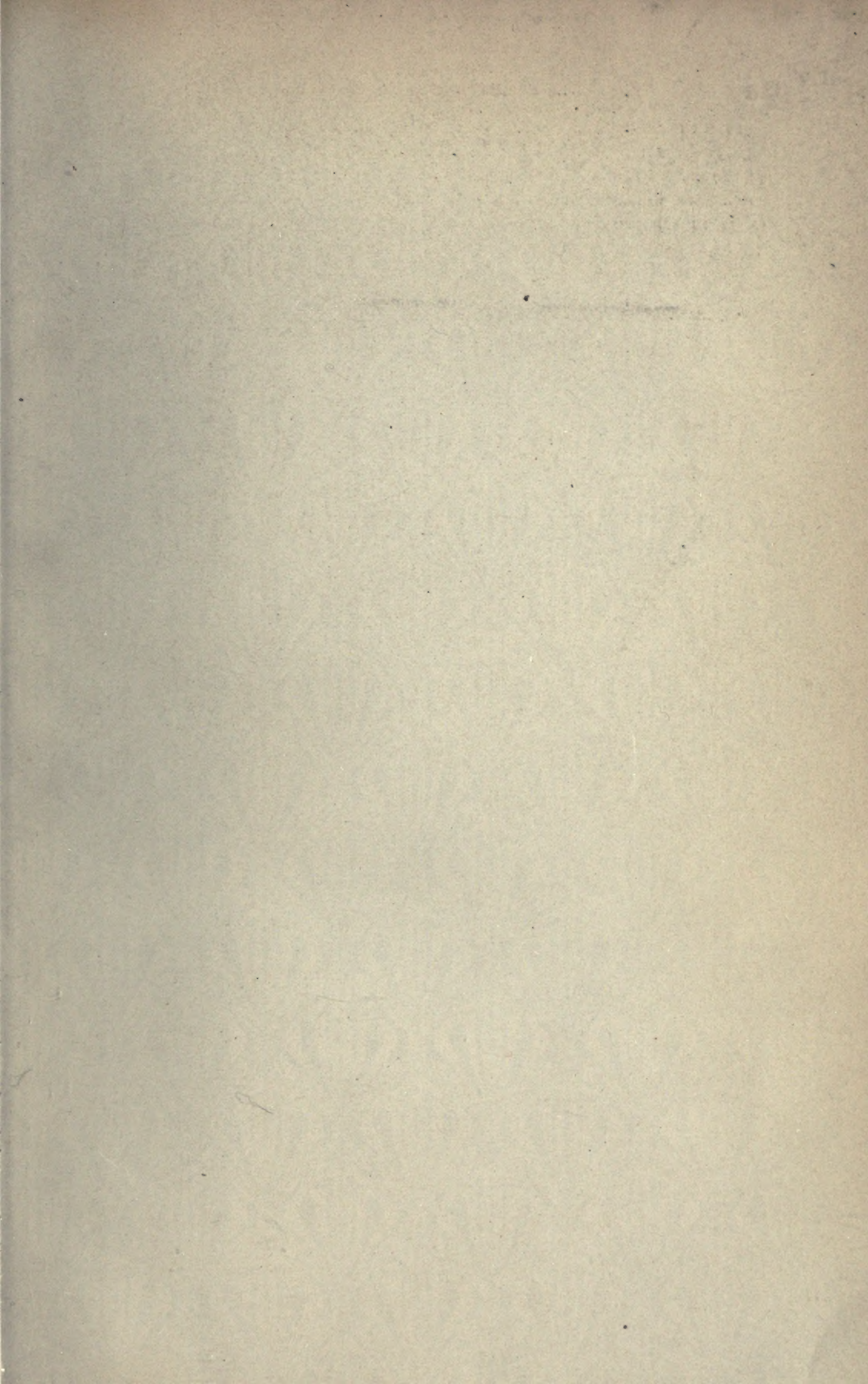
Garten, S., Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven. Jena 1903.

Derselbe, R. Tigerstedts Handbuch der physiologischen Methodik, IV. Kapitel. Leipzig 1907.

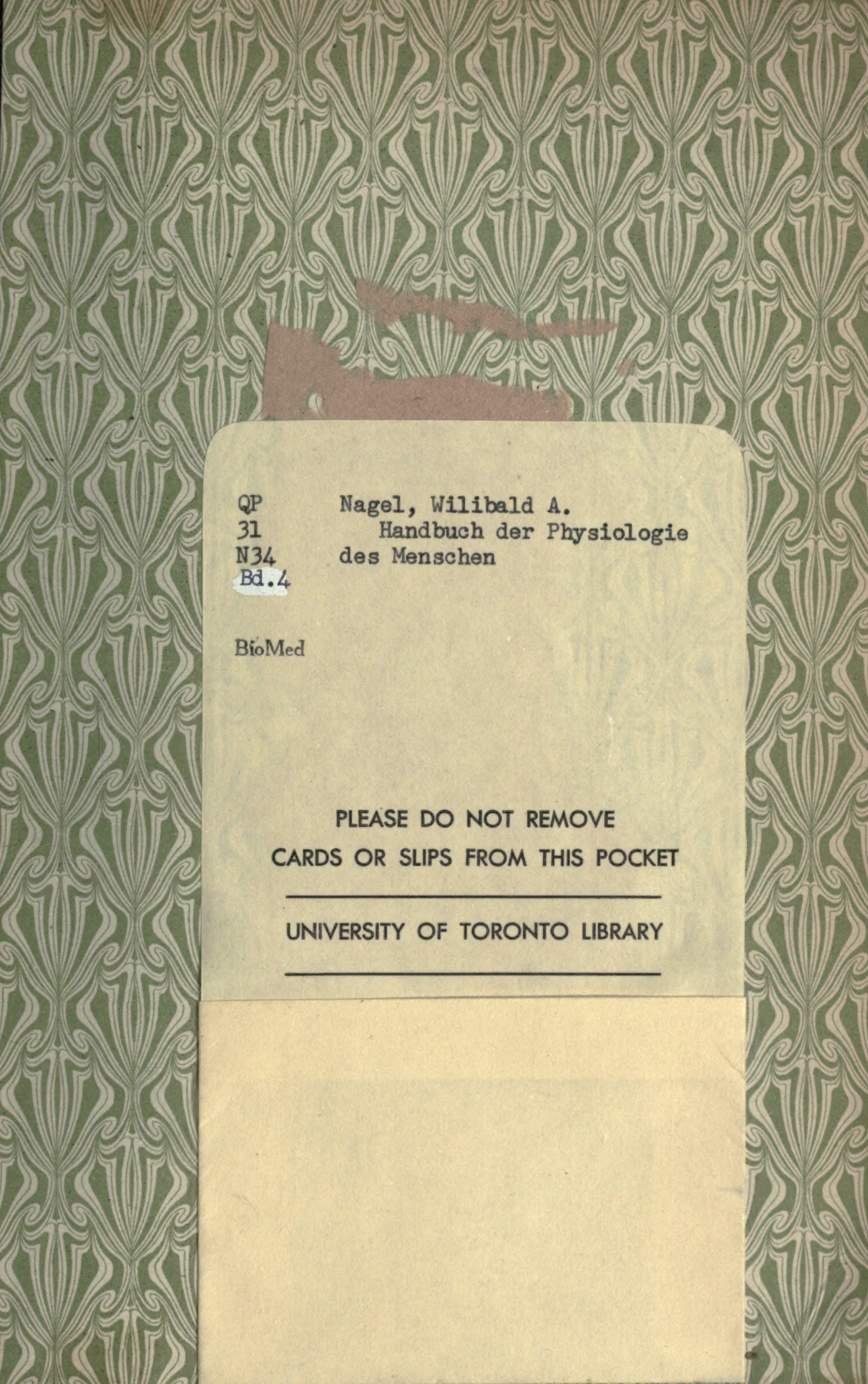
Grünhagen, A., Elektromotorische Wirkungen lebender Gewebe. Berlin 1873.

[1]) Vgl. S. 128, Anm.

Halliburton, W., Biochemistry of muscle and nerve 3. London 1905.
Derselbe, Die Biochemie der peripheren Nerven in Asher-Spiro, Ergebnisse der Physiologie 4, I.
Hering, E., Zur Theorie der Nerventätigkeit, akademischer Vortrag. Leipzig 1899.
Hermann, L., Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven. Berlin 1867 u. 1868.
Derselbe, Handbuch der Physiologie, spez. 1, 1 und 2, 1. Leipzig 1879.
Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 2. Aufl. Leipzig 1906.
Howell, W., An American Text-Book of Physiology, spez. II. General Physiology of muscle and nerve, p. 32—151. Philadelphia 1896.
Luciani, L., Physiologie des Menschen, deutsch von Baglioni und H. Winterstein, spez. 3. Jena 1907.
Mendelssohn, M., Les phénomènes électriques chez les êtres vivants. Paris 1902.
Derselbe, Richet's Dictionnaire de Physiologie. (Mehrere Artikel.)
Morat, J. et Doyon, Traité de Physiologie 2 (fonctions d'innervation). Paris 1902.
Munk, H., Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung. Leipzig 1868.
Pflüger, E., Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859.
Ranke, J., Die Lebensbedingungen des Nerven. 1868.
Rosenthal, J., Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven, 2. Aufl. Leipzig 1899.
Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. Lahr 1858/59.
Tigerstedt, R., Studien über mechanische Nervenreizung. Helsingfors 1880.
Derselbe, Handbuch der physiologischen Methodik 1907.
Tschagowetz, W., Elektrische Phänomene in lebenden Geweben 1 (1903), 2 (1906) (russisch).
Valentin, S., Die Zuckungsgesetze des lebenden Nerven und Muskels. Leipzig-Heidelberg 1863.
Waller, A., Croonian Lecture 1897.
Derselbe, Die Kennzeichen des Lebens, übersetzt von E. P. und R. du Bois-Reymond. Berlin 1905.
Derselbe, Tierische Elektrizität, übersetzt von E. du Bois-Reymond. Leipzig 1899.
Weiss, G., Technique d'électrophysiologie. Paris.
Werigo, B., Effekte der Nervenreizung durch intermittierende Kettenströme. Berlin 1891.
Wundt, W., Untersuchungen zur Mechanik des Nerven. Erlangen 1871.
Derselbe, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren 1 (1871), Erlangen; 2 (1876), Stuttgart.






QP 31 N34 Bd.4
Nagel, Wilibald A.
Handbuch der Physiologie des Menschen

BioMed

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

